RÉMY PERRIER

ÉLÉMENTS D'ANATOMIE COMPARÉE

Manuel du doctorat en médecine,

par le Professeur PAUL LEFERT

Collection nouvelle de volumes in-18, cartonnés. Prix de chaque vol. 3 fr.

Aide-mémoire d'Anatomie. 2e *édition*. 1 vol. in-18, cart. .... 3 fr.
Aide-mémoire d'Histologie. 2e *édition*. 1 vol. in-18, cart. .... 3 fr.
Aide-mémoire de Physiologie. 2e *édition*. 1 vol. in-18, cart. .... 3 fr.
Aide-mémoire de Pathologie interne. 2e *édition*. 1 vol. in-18, cart. .. 3 fr.
Aide-mémoire de Pathologie générale et de Bactériologie. 1 vol. in-18, cart. .... 3 fr.
Aide-mémoire de Thérapeutique, de Matière médicale et de Pharmacologie. 2e *édition*, 1 vol. in-18, cart. .... 3 fr.
Aide-mémoire d'Hygiène et de Médecine légale. 2e *édition*. 1 vol. in-18 cart. .... 3 fr.
Aide-mémoire de Clinique médicale et de Diagnostic. 1 vol. in-18, cart. .... 3 fr.
Aide-mémoire d'Anatomie pathologique, d'Histologie pathologique et de Technique des autopsies. 2e *édition*, 1 vol. in-18, cart. 3 fr.

Manuel du médecin praticien,

par le Professeur PAUL LEFERT

Collection nouvelle de volumes in-18, cartonnés à 3 fr.

La pratique journalière des hôpitaux de Paris. Aide-mémoire et formulaire de thérapeutique appliquée. 2e *édition*. 1892. 1 vol. in-18, cart. .... 3 fr.

Manuel de l'étudiant en pharmacie,

Par LUDOVIC JAMMES, pharmacien de 1re classe.

Collection nouvelle de vol. in-18 avec figures, cartonnés. Prix de chaque vol. .... 3 fr.

Aide-mémoire d'analyse chimique et de toxicologie (1er examen). 1 vol. in-18 avec fig., cartonné .... 3 fr.
Aide-mémoire de physique (1er examen). 1 vol. in-18 avec fig., cart .... 3 fr.
Aide-mémoire de chimie (1er examen). 1 vol. in-18 avec fig., cart. ...... 3 fr.
Aide-mémoire de botanique (2e examen). 1 vol. in-18, avec fig., cart. ... 3 fr.
Aide-mémoire d'hydrologie, de minéralogie et de géologie (2e examen). 1 vol. in-18, avec fig., cart. .... 3 fr.

En préparation:

Micrographie, et zoologie. 1 vol. — *Pharmacie chimique.* 1 vol. — *Pharmacie galénique.* 1 vol. — *Matière médicale.* 1 vol. — *Essais et dosages.* 1 vol.

Nouveau dictionnaire de médecine et de chirurgie pratiques,

Le docteur JACCOUD, professeur à la Faculté de médecine de Paris, directeur de la rédaction. Ouvrage complet. 40 volumes in-8, comprenant ensemble 33,000 pages, avec 3,660 figures .... 400 fr.
Prix de chaque vol. .... 10 fr.

Dictionnaire de médecine, de chirurgie, de pharmacie, de l'art vétérinaire et des sciences qui s'y rapportent,

avec la synonymie *grecque, latine, allemande, anglaise, italienne et espagnole*, par E. LITTRÉ, membre de l'Institut. 16e *édition* (160 mille) mise au courant des progrès des sciences médicales et biologiques et de la pratique journalière, augmentée de 6 nouveaux glossaires. 1 beau v. gr. in-8, 1,880 p. à 2 col., 550 fig. 20 fr.
Le même, relié .... 24 fr.

Aide-mémoire de médecine, de chirurgie et d'accouchements,

vade-mecum du praticien, par le docteur A. CORLIEU. 4e *édition* revue et corrigée. 1 vol. in-18 jésus de 650 p., avec 450 fig., cartonné. .... 1 fr.

Le carnet du médecin praticien, formules, ordonnances, tableaux du pouls, de la respiration et de la température, comptabilité, 1 cahier oblong avec cart. souple. 1 fr.
Le même, ordonnances seules (sans formules ni tableaux). 1 cahier oblong avec cartonnage souple. .... 1 fr.

ANATOMIE, HISTOLOGIE ET PHYSIOLOGIE

ANGER. **Nouveaux éléments d'anatomie chirurgicale**, par Benjamin ANGER, chirurgien des hôpitaux, professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris. 1 vol. in-8 de 1,055 pages, avec 1,079 figures et atlas in-4 de 12 planches coloriées.... 40 fr.
BALFOUR (F.). **Traité d'embryologie et d'organogénie comparées**, 2 vol. in-8, ensemble 1,351 pages, avec 740 figures.... 30 fr.
BEAUNIS. **Nouveaux éléments de physiologie humaine**, par H. BEAUNIS, professeur de physiologie à la Faculté de médecine de Nancy. 3e *édition*, 2 vol. in-8, avec 650 figures, cartonné.... 25 fr.
BEAUNIS et BOUCHARD. **Nouveaux éléments d'anatomie descriptive et d'embryologie**, par H. BEAUNIS et A. BOUCHARD, professeur à la Faculté de médecine de Bordeaux. 4e *édition*, 1 vol. gr. in-8 de xvi-1,103 pages, avec 421 figures dessinées d'après nature et en partie coloriées., cartonné.... 20 fr.
— **Précis d'anatomie et de dissection** 1 vol. in-18 de 600 pages.. 4 fr. 50
COUVREUR. **Le microscope** et ses applications à l'étude des végétaux et des animaux, 1 vol. in-16, 352 pages, 112 figures (*Bibl. scientifique contemporaine*.... 3 fr. 50
CUYER et KUHFF. **Le corps humain** démontré à l'aide de planches coloriées, découpées et superposées. 1 vol. in-8, 478 p., avec 27 planches col. Cartonné.... 75 fr.
DUVAL. **Cours de physiologie**, par le Dr Mathias DUVAL, professeur à la Faculté de médecine de Paris. 6e *édition* du *Cours de physiologie* de Kuss et DUVAL. 1 vol. in-18 jésus, avec 178 figures, cartonné.... 8 fr.
— **La technique microscopique et histologique**, ou Introduction pratique à l'anatomie générale. 1 vol. in-18 jésus, 315 pages, avec 53 fig.... 3 fr. 50
DUVAL et CONSTANTIN. **Anatomie et physiologie animales**, par MM. Mathias DUVAL et Paul CONSTANTIN, professeur au lycée de Rennes. 1 vol. in-8 de 550 pages, avec 472 figures.... 6 fr.
FAU ET CUYER. **Anatomie artistique du corps humain**. 2e *édition*, 1 vol. in-8 de 208 pages, avec 40 figures et 17 planches, fig. noires.... 6 fr.
— *Le même*, figures coloriées.... 12 fr.
FREDERICQ. **Manipulations de physiologie**, par le Dr Léon FRÉDÉRICQ, professeur à l'Université de Liège, 1 vol. in-8, 300 p., avec 200 fig., cart.... 10 fr.
LABOULBÈNE. **Nouveaux éléments d'anatomie pathologique**, descriptive et histologique, par A. LABOULBÈNE, professeur à la Faculté de médecine, médecin de la Charité. 1 vol. in-8 de 1,100 pages, avec 300 fig., cart.... 20 fr.
LIVON. (Ch.) **Manuel de vivisections**. 1 vol. in-8, avec fig. noires et col.. 7 fr.
MOREL (Ch.). **Traité d'histologie humaine** normale et pathologique. 3e *édition*, 1 vol. in-8, 418 pages, avec atlas de 56 planches.... 16 fr.
RINDFLEISCH. **Traité d'histologie pathologique**. 2e *édition*, par les Drs F. GROSS et SCHMITT, professeurs à la Faculté de Nancy. 1 vol. in-8 de 800 p., avec 300 fig. 15 fr.
ROBIN (Ch.). **Traité du microscope**, par Ch. ROBIN, professeur à la Faculté de médecine de Paris. 3e *édition*, 1 vol. in-8 de 1,838 pages, avec 317 fig. et 3 pl., cart. 20 fr.
— **Programme d'histologie**. 2e *édition*. 1 vol. in-8, 500 p.... 6 fr.

PATHOLOGIE ET CLINIQUE MÉDICALES, PATHOLOGIE GÉNÉRALE, HISTOIRE DE LA MÉDECINE

BOUCHARD. **Les microbes pathogènes**, par Ch. BOUCHARD, professeur à la Faculté de médecine de Paris. 1 vol. in-16, 320 pages.... 3 fr. 50
BOUCHUT. **Nouveaux éléments de pathologie générale**, par E. BOUCHUT, 4e *édition*, 1 vol. gr. in-8, de x-880 pages, avec 245 fig.... 16 fr.
— **Traité de diagnostic et de séméiologie**. 1 vol. gr. in-8 de 692 pages, avec 160 figures.... 12 fr.
BOUVERET. **La Neurasthénie** (épuisement nerveux), par L. BOUVERET, professeur agrégé à la Faculté de médecine, de Lyon. 2e *édition*, 1 vol. in-8, de 500 p.... 6 fr.
BROWNE (Lennox). **Traité des maladies du larynx**, du pharynx et des fosses nasales. Préface par le Dr GOUGUENHEIM, médecin de hôpitaux de Paris. 1 vol. in-8 de 650 p., avec 242 fig. et 2 pl. color.... 12 fr.
COIFFIER. **Précis d'auscultation**, par le Dr COIFFIER. 2e *édition*. 1 vol. in-18 jésus, avec 78 fig. col., cartonné.... 4 fr.
CULLERE. **Traité pratique des maladies mentales**, par le Dr A. CULLERE, médecin de l'asile d'aliénés de la Roche-sur-Yon. 1 vol. in-18 jésus, 618 pages.. 6 fr.
CYR (J.) **Traité pratique des maladies du foie**. 1 vol. in-8.... 12 fr.
DAREMBERG. **Histoire des sciences médicales**, par CH. DAREMBERG, professeur d'histoire à la Faculté de médecine de Paris. 2 vol. in-8, avec fig.... 20 fr.
FRERICHS. **Traité pratique des maladies du foie et des voies biliaires**. 3e *édition*. 1 vol. in-8 de xvi-806 pages, avec 158 figures,.... 12 fr.
— **Traité du diabète**. 1 vol. gr. in-8, avec pl. chromolithographiées.... 12 fr.
GALLARD. **Clinique médicale de la Pitié**. 1 vol. in-8, 600 p., avec fig... 10 fr.
GAUTRELET. **Urines, dépôts, sédiments, calculs**, application de l'analyse urologique à la séméiologie médicale. 1 vol. in-18 jésus, avec 80 fig.... 6 fr.

ÉLÉMENTS

D'ANATOMIE COMPARÉE

A LA MÊME LIBRAIRIE

8747-91. — Corbeil. Imprimerie Crété.

ÉLÉMENTS

D'ANATOMIE COMPARÉE

PAR

RÉMY PERRIER

DOCTEUR ÈS SCIENCES, AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES

—

Avec 651 figures dans le texte

ET HUIT PLANCHES IMPRIMÉES EN COULEURS



PARIS

LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE ET FILS

19, rue Hautefeuille, près du boulevard Saint-Germain.

—

1893

PRÉFACE

L'histoire des conquêtes réalisées, dans la seconde moitié de ce siècle, relativement à la connaissance, à l'origine et aux rapports mutuels des animaux, sera sans contredit l'une des plus belles pages de l'histoire des progrès des connaissances humaines.

Le triomphe définitif de la doctrine transformiste a marqué, pour la zoologie, le début d'une ère nouvelle, d'une extrême fécondité. La transformation est complète : on reste étonné du chemin parcouru.

Malheureusement, tous les beaux travaux de l'école moderne sont restés épars dans les recueils de mémoires ; aucun travail synthétique n'a été, depuis cette renaissance, publié en France, coordonnant les résultats acquis. Il faut, pour en connaître la portée, se livrer à de longues et pénibles études des mémoires originaux, et ce n'est qu'au prix d'un labeur assidu, souvent ingrat, qu'on arrive à se mettre au courant des progrès continuels réalisés chaque jour. A la vérité, des traités généraux, dont beaucoup sont excellents et dont plusieurs sont signés des noms les plus illustres de notre époque, ont été publiés à l'étranger. Mais, outre que l'étudiant français se contente difficilement des ouvrages publiés hors de France, aucun ne nous semblait faire une assez large part aux théories récentes qui éclairent si vivement la phylogénie des êtres. Il semblait donc y avoir place pour un livre français ouvert à toutes ces idées nouvelles, et qui, laissant de côté les questions de systématique, et les détails des processus embryogéniques qui ne peuvent trouver place que dans un Traité général de Zoologie, montrerait plus spécialement les transformations subies par les divers appareils dans la série animale. Aussi n'avons-nous pas hésité à assumer la lourde tâche de synthétiser les travaux récents, tâche dont MM. J.-B. Baillière et fils ont bien voulu nous charger, sur la bienveillante recommandation d'un de nos maîtres les plus chers, dont nous avions l'honneur d'être, à cette époque, l'agrégé préparateur à l'École normale supérieure.

Il est à peine besoin d'affirmer dans cet avant-propos l'esprit formellement transformiste dans lequel a été écrit ce livre. La doctrine de l'évolution est aujourd'hui au-dessus de toute discus-

sion, pour quiconque n'est pas resté étranger au mouvement zoologique contemporain. Le débat se ramène à l'heure actuelle à la recherche des causes mêmes de l'évolution. Aussi nous a-t-il paru superflu d'énumérer à nouveau les preuves tant de fois données de la doctrine, preuves qui éclateront à chaque page de notre ouvrage.

Nous n'avons même pas cru devoir nous étendre sur les discussions modernes, pourtant si brillantes, qui ont pour objet de préciser le sens même de la doctrine.

Elles méritent une étude plus approfondie que ne nous l'aurait permis le cadre restreint que nous pouvions leur donner. La lutte se concentre entre les partisans exclusifs de la sélection naturelle, les Darwinistes proprement dits, et le Néo-Lamarkisme ou doctrine de l'adaptation. Nous nous rattachons plutôt à cette dernière école, convaincus que l'influence du milieu est la cause essentielle des transformations des êtres, la sélection naturelle n'intervenant que secondairement pour la fixation et la délimitation des espèces.

Enfin, nous aurons précisé pleinement nos tendances relativement à la zoogénie, en nous rattachant à la théorie de la constitution coloniale des organismes complexes dont le principal représentant est M. Edmond Perrier. Après l'accueil fait par le monde savant au traité des *Colonies animales*, qui est l'exposé de toute la doctrine, nous pouvons, à notre tour, témoigner ici de toute notre admiration pour cet ouvrage fondamental, sans que la profonde affection qui nous lie à son auteur puisse nous faire accuser de partialité. C'est à lui que ce livre doit être plus spécialement dédié.

Nous voudrions aussi qu'il fût considéré comme un hommage rendu à l'enseignement de nos maîtres à l'École normale, M. Dastre, professeur de physiologie à la Faculté des sciences, et M. Giard, titulaire à la Sorbonne d'une des plus belles chaires de l'enseignement supérieur français, la chaire d'Évolution des Êtres organisés.

Nous avons cherché constamment à appliquer leur méthode et à profiter des conseils qu'ils nous ont prodigués dans nos débuts scientifiques.

Le plan suivant lequel ont été rédigés ces *Éléments d'Anatomie comparée* s'imposait naturellement à nous. Tandis qu'un Traité de zoologie, considérant successivement chaque groupe d'animaux et chacune de ses subdivisions, donne un tableau complet de l'organisation des êtres de chaque groupe, nous devions, nous, prendre au contraire chaque appareil, chaque système d'organes, et étudier ses variations dans la série, en établissant les comparaisons qui en découlent. Le point de vue est donc tout différent, et ce livre complète en quelque sorte le *Traité de zoologie*, publié par M. Sicard dans la même collection.

Nous avons suivi, en d'autres termes, la méthode employée par

H. Milne-Edwards, Gegenbaur, Wiedersheim, et d'autres zoologistes des plus illustres.

Toutefois nous n'avons pas cru devoir envisager dans tout son ensemble la série animale ; on ne peut comparer que ce qui est réellement comparable, et il n'y a évidemment aucune comparaison rationnelle à établir entre les Échinodermes et les Vertébrés par exemple, au moins au point de vue de la disposition anatomique. La structure histologique seule permet des rapprochements d'une grande importance. Nous les avons étudiés dans un premier chapitre général. Mais pour ce qui concerne la description même des appareils, nous avons donc été amenés à restreindre l'étude comparative à l'étendue d'une seule série ou d'un seul embranchement, c'est-à-dire à l'étendue d'un groupe où le plan de composition soit un, et ne subisse que des modifications simples, facilement explicables. C'est, nous semble-t-il, le seul procédé logique. Dès lors, chacun de nos chapitres a pour objet l'anatomie comparée de l'un des grands groupes du règne animal, dont on trouvera l'énumération à la page 38 de ces *Éléments*. Toutefois l'étude des Vertébrés, en raison de son importance exceptionnelle, a dû être subdivisée, et ce seul embranchement fait l'objet de plusieurs chapitres dont chacun se rapporte à un des appareils organiques des Vertébrés.

Avant d'étudier chaque embranchement, nous avons cru devoir donner le tableau de sa classification, pour permettre au lecteur de se rendre plus aisément compte des rapports réciproques des groupes qui le constituent. La diagnose de ces divisions sera facilement déduite de la lecture du chapitre. La table alphabétique renvoie d'ailleurs, toutes les fois qu'il est possible, à la page du texte où est indiqué le caractère le plus saillant.

Qu'il nous soit permis, en terminant, de remercier de leur concours, M. Houssay, qui a bien voulu alléger notre travail bibliographique sur la question délicate des théories récentes sur les Vertébrés, et surtout notre ami Félix Bernard, pour son affectueux concours dans la rédaction de plusieurs chapitres, notamment ceux des Spongiaires, des Annélides et des Plathelminthes.

Beaucoup de figures nouvelles ont été entièrement dessinées par M. Paul Méry et par M. Ch. Richard, préparateur au Muséum d'histoire naturelle. Tout le monde appréciera le soin et le talent avec lesquels elles sont exécutées. Je suis heureux de les remercier de leur précieux concours.

RÉMY PERRIER.

Paris, 7 novembre 1892.

LISTE ALPHABÉTIQUE

DES PRINCIPAUX RECUEILS DE MÉMOIRES DE ZOOLOGIE ET DES ABRÉVIATIONS PAR LESQUELLES ILS SONT DÉSIGNÉS DANS LES NOTES BIBLIOGRAPHIQUES

A. B.	Archives de biologie (depuis 1879).
A. M.	Archives du Muséum d'histoire naturelle de Paris.
A. M. A.	Archiv für mikroskopische Anatomie (depuis 1865).
A. N.	Archiv für Naturgeschichte (depuis 1835).
A. N. H.	Annals and Magazine of Natural History (depuis 1836).
Arb. Wien.	Arbeiten aus dem zoologischen Institut der Universität Wien und der zoologischen Station in Triest (depuis 1878).
Arb. Würzburg.	Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut der Universität Würzburg (depuis 1874).
A. S. N.	Annales des Sciences naturelles. Zoologie (depuis 1824).
A. Z. E.	Archives de zoologie expérimentale et générale (depuis 1872).
Bull. Sc.	Bulletin scientifique de la France et de la Belgique.
C. R.	Comptes rendus des séances hebdomadaires de l'Académie des Sciences (depuis 1835).
J. Z.	Jenaische Zeitschrift für Naturwissenchaft (depuis 1865).
M. J.	Morphologisches Jahrbuch (depuis 1875).
M. S. Neapel	Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel (depuis 1878).
Ph. Tr.	Philosophical Transactions of the Royal Society of London (depuis 1801).
Pr. Z. S.	Proceedings of the zoological Society of London (depuis 1830).
Q. J.	Quarterly Journal of microscopical Science (depuis 1852).
R. Z. S.	Recueil zoologique Suisse (depuis 1884).
Trav. Lille	Travaux de l'Institut zoologique de Lille et de la Station maritime de Wimereux (depuis 1877).
Tr. Z. S.	Transactions of the zoological Society of London (depuis 1855).
Z. A.	Zoologischer Anzeiger (depuis 1878).
Z. W. Z.	Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie (depuis 1849).

ÉLÉMENTS
D'ANATOMIE COMPARÉE

CHAPITRE PREMIER

INTRODUCTION — PRINCIPES GÉNÉRAUX

§ 1er. — *Définition, esquisse historique.*

L'Anatomie comparée a pour but d'étudier les modifications et les variations des organes chez les animaux. C'est par elle que l'on arrive à déterminer les véritables affinités des êtres les uns par rapport aux autres. Elle touche par là de bien près à la Zoologie proprement dite, à laquelle elle fournit une méthode suggestive, en permettant d'établir des classifications naturelles. C'est là en définitive son rôle essentiel. Elle est de la sorte le couronnement de toutes les autres sciences biologiques, dont elle résume et coordonne les résultats. A ce titre, elle offre une haute portée philosophique, qui lui a valu le titre un peu ambitieux d'*Anatomie philosophique* ou *Anatomie transcendante*, que lui donnait Serres, un de ses illustres adeptes.

On considère généralement Cuvier comme le fondateur de l'Anatomie comparée. Si on voulait remonter aux origines mêmes, il faudrait reculer bien plus loin l'époque de cette création. Celui qui, le premier, a tenté de réunir dans un même groupe les animaux semblables et d'établir une classification, a posé les premières bases de l'Anatomie comparée. Il faudrait donc aller jusqu'à Aristote, ou tout au moins à Linné, pour rechercher l'origine de cette science.

En réalité, elle n'existait alors qu'à l'état embryonnaire, confondue avec toutes les autres branches de la biologie. Ainsi, au début de toute science, les limites sont mal établies, les buts à atteindre multiples, et ce n'est qu'après de longues études préliminaires, que ces divers buts se dégagent avec plus de netteté, arrivent à s'isoler les uns des autres, et deviennent chacun l'objet d'une science particulière.

De plus, les prédécesseurs de Cuvier ne s'occupaient guère que

des caractères extérieurs des êtres ; ils avaient presque entièrement négligé l'étude de leurs caractères internes. Ils s'étaient par là même fermé le plus précieux domaine d'investigation.

Il était réservé à Cuvier d'ouvrir une voie nouvelle, en inaugurant les recherches anatomiques, et en étendant ses investigations, conduites par des dissections soignées, à tous les groupes du règne animal.

C'est avec lui que commence la seconde période des études comparatives, qui eut son apogée en France. Elle fut illustrée par une pléiade d'hommes de génie, Geoffroy Saint-Hilaire, Lamarck, Serres, Henri Milne-Edwards, Agassiz, Owen, de Quatrefages, Blanchard, de Lacaze-Duthiers, d'autres encore. Grâce à eux, sont posés les principes fondamentaux, que nous exposerons tout à l'heure. Les liens réciproques des animaux sont compris d'une façon de plus en plus exacte ; l'influence du milieu sur leurs variations et leur adaptation aux conditions d'existence sont reconnues par Lamarck. L'Anatomie comparée en un mot prend la place qu'elle doit occuper à la tête des sciences naturelles.

Avec Darwin commence une troisième et dernière période. La doctrine transformiste donne de nouvelles tendances à l'Anatomie comparée, une nouvelle signification aux résultats qu'elle fournit. Les rapports que les zoologistes pressentaient entre les êtres, mais dont la nature était pour eux mystérieuse, deviennent de véritables liens de parenté, des affinités fondées sur la loi générale d'hérédité. On arrive, par des déductions aussi simples que grandioses, à admettre que le développement d'un être, depuis l'œuf jusqu'à l'état adulte, reproduit avec un degré plus ou moins grand d'abréviation, les diverses phases par où a dû passer son espèce, depuis le stade Protozoaire (simple cellule) jusqu'à l'état actuel. Aussi l'école moderne poussera-t-elle avec énergie les recherches embryogéniques, qui jettent une vive lumière sur l'histoire des êtres vivants et sur leur mutuelle parenté.

C'est là la caractéristique des tendances actuelles, qui commencent seulement à se répandre en France, par suite de l'opposition qu'on a si longtemps faite à la doctrine transformiste. Les travaux zoologiques y ont bien subi forcément l'influence des idées nouvelles, et l'impulsion donnée par de Lacaze-Duthiers aux études embryologiques, est l'indice le plus remarquable de cette tendance. Mais cette opposition à la théorie évolutionniste n'en a pas moins été regrettable ; car elle nous force à rechercher à l'étranger les noms illustres représentant cette

école, qui s'est donné pour but de déduire de la simple observation des faits, des données philosophiques, et de coordonner ses recherches en vue d'un objet précis.

Grâce aux travaux mémorables qu'elle a fournis déjà, les progrès réalisés sous l'influence des idées darwiniennes ont été considérables. Bien des choses restent encore à découvrir, mais l'œuvre accomplie s'impose dès à présent à l'admiration. La constitution du Règne animal se dégage de l'obscurité qui l'entourait il y a encore bien peu d'années, et nous apparaît plus claire et plus précise. L'édifice est digne des grands noms de ceux qui ont contribué à l'élever.

§ 2. — *Conditions de la variation des animaux.*

D'après ce que nous avons exposé au paragraphe précédent, le fait fondamental sur lequel repose l'Anatomie comparée est la variabilité des espèces animales. On peut considérer aujourd'hui ce fait comme démontré, autant que peut l'être une vérité physique. Notre but n'est pas de reprendre ici l'exposé des preuves qui ont été accumulées pour réaliser cette démonstration. Elles ont été produites dans des ouvrages spéciaux, dont plusieurs sont à jamais illustres. Nous les trouverons d'ailleurs à chaque page de ce livre. Nous voulons seulement, par une rapide esquisse, examiner *d'une façon succincte et très élémentaire*, les causes et les lois des diverses variations que subissent les êtres vivants. Cet examen nous permettra, dans bien des cas, de comprendre par quel mécanisme, par quelles modifications graduelles sont arrivés à se constituer les différents types d'organismes : nous nous efforcerons du moins de résumer les notions auxquelles les zoologistes les plus éminents sont arrivés à cet égard.

Nous admettrons comme entièrement exact le point de départ de la doctrine transformiste, et, grâce à ce postulatum, l'Anatomie comparée pourra contribuer puissamment à la constitution des arbres généalogiques des espèces animales, en montrant les modifications subies par ces mêmes espèces dans les descendances sucessives.

Idée générale des causes qui influent sur la variation des espèces. — La première question qui se pose au début de cette étude est la détermination des conditions qui influent sur la variation des animaux.

Ces conditions sont de deux ordres, suivant qu'elles retardent, ou au contraire déterminent la variation de l'être.

Causes fixatrices. — Les premières se ramènent à une seule cause, inhérente à l'essence même de l'animal, et constituant ce phénomène d'observation courante, qu'on ne peut ramener à un autre plus simple : l'*hérédité*. L'hérédité se résume en cette loi, qu'*un être présente toujours la plupart des caractères propres à celui ou à ceux dont il tient l'existence*. Cette propriété, encore tout à fait mystérieuse pour nous, constitue l'agent fixateur de la forme dans les êtres issus les uns des autres. Si elle existait seule, la descendance n'amènerait jamais aucune variation ; en d'autres termes, comme on l'a cru longtemps, les espèces, sorties telles quelles de la main d'un créateur, resteraient éternellement immuables.

Causes modifiantes. — Mais d'autres causes interviennent qui agissent en sens inverse de la précédente, et obligent au contraire l'être à varier d'une façon continuelle sous leur influence. De ces causes, l'une semble comme l'hérédité inhérente à l'essence même de l'être. C'est une force qui pousse l'être vivant à un perfectionnement progressif continu, dont nous pourrons saisir les diverses phases dans toute l'étendue du règne.

Les autres causes au contraire ont leur origine première en dehors de l'animal et résultent de l'action réciproque du monde extérieur et de l'organisme. Elles se ramènent à deux :

L'*influence du milieu ambiant*;

L'*influence du genre de vie de l'animal.*

La lutte pour la vie ; sélection naturelle. — Si nous poussons un peu plus loin notre analyse, nous allons voir d'ailleurs que ces diverses causes modifiantes ont une seule et même raison d'être : assurer à l'individu l'avantage dans la lutte, ou la sécurité dans la résistance, au milieu du combat que se livrent perpétuellement les êtres vivants à la surface de la terre, en vue de la conservation de leur existence.

La lutte dont il est ici question n'est pas la lutte du carnivore contre l'herbivore, du rapace contre sa proie. Elle est d'une tout autre nature.

Supposons un certain nombre d'individus appartenant à une même espèce ou à des espèces différentes, mais de même régime, réunis dans une même région, où ils peuvent trouver des conditions de vie suffisantes. Ils vivront quelque temps côte à côte en bonne intelligence, chacun trouvant sans peine la nourriture nécessaire à ses besoins. Mais par suite des progrès de la reproduction (1), le nombre des individus va en augmentant. Les

(1) Le nombre des animaux d'une même espèce croît en progression géométrique, et atteint des proportions considérables même pour les espèces

moyens de subsistance ne suffiront bientôt plus à cette agglomération toujours croissante. Dès ce moment commence entre ces êtres une lutte implacable, un combat de tous les instants en vue de s'assurer la nourriture indispensable, aux dépens les uns des autres. C'est l'origine de la *lutte pour la vie*, qui se continue incessante dans toute la série des êtres vivants, et dont l'issue pour le vaincu est la destruction, ou tout au moins l'exil, loin de l'habitat primitif, et même dans un milieu tout différent.

Dans cette concurrence vitale, il est clair que la victoire doit, en principe, rester à l'être le mieux organisé, à celui que sa supériorité rend le plus fort ou le plus habile. De là cette conséquence, que les moindres caractères individuels, utiles à l'animal, peuvent assurer à l'être qui les présente une vie plus longue, plus prospère que celle de ses congénères moins favorisés ; ceux-ci sont appelés à disparaître, à moins qu'ils ne se modifient dans un autre sens, de façon à ne plus subir la concurrence de leurs vainqueurs. Cette alternative sera examinée plus loin. Dans tous les cas, dans une espèce donnée, on voit peu à peu les individus mal armés pour la lutte s'éliminer ; une *sélection naturelle* se produit, qui ne laisse survivre que les mieux pourvus de qualités favorables.

Fixation des qualités utiles ; sélection sexuelle. — Ces qualités favorables, qui ne se sont d'abord manifestées que sur un petit nombre d'individus, se fixent en effet de plus en plus profondément et finissent pas devenir des caractères communs à toute l'espèce. Outre l'élimination due à la sélection naturelle, un autre agent important, et remarquablement mis en lumière par Darwin sous le nom de *sélection sexuelle*, intervient dans cette fixation. Comme il existe une concurrence vitale entre les divers animaux pour se procurer les moyens d'existence, de même entre les divers mâles d'une même espèce, il y a concurrence pour la possession des femelles. Cette lutte sexuelle est quelquefois pacifique ; mais elle se résout dans d'autres cas en batailles acharnées dont nous trouvons des exemples dans tous les groupes où la reproduction suppose l'accouplement de deux individus. Là encore, on le comprend, l'avantage reste au plus fort. Lui seul peut s'assurer une progéniture nombreuse. Les autres disparaissent sans laisser de descendance, parfois même

peu prolifiques. Un éléphant vit cent ans : il commence à se reproduire à trente ans, et jusqu'à quatre-vingt-dix ans, époque où cesse la reproduction, il ne produit que 6 petits. Il n'en résulte pas moins qu'au bout de sept cents ans, le nombre des individus descendus d'un même couple est de 19 millions (Darwin).

frappés à mort par leurs concurrents mieux partagés. Ainsi les modifications favorables se transmettent intégralement aux descendants, qui, au bout de quelques générations pendant lesquelles se continue la sélection, finissent par posséder, tous, les qualités naguère purement individuelles.

A leur tour les descendants acquièrent un plus grand degré de perfectionnement, et par ce mécanisme les espèces arrivent à s'améliorer dans la suite des générations, d'une façon lente et progressive mais absolument continue. De la sorte s'expliquerait cette tendance si longtemps mystérieuse au perfectionnement organique qui se manifeste dans toute la série des êtres vivants.

Ce mode de sélection joue sans contredit un rôle assez remarquable dans un grand nombre de cas; mais il présente beaucoup moins de généralité que la sélection naturelle. Les cas d'animaux dioïques où un choix quelconque de l'individu conjoint est impossible, sont extrêmement nombreux. Son influence est *à fortiori* nulle, dans les animaux où il n'existe pas d'accouplement et où la fécondation est l'œuvre du hasard. C'est le cas de l'immense majorité des animaux inférieurs, et cependant c'est là que le perfectionnement est le plus évident.

Perfectionnement progressif des animaux ; idée de leur succession généalogique. — Quelle que soit la cause de ce perfectionnement progressif, nous pouvons emprunter à la Paléontologie un exemple frappant de sa réalité. Il a trait à l'embranchement des Vertébrés. Dans les premières couches primaires, à l'époque silurienne, il ne semble pas qu'il y ait eu trace de Vertébré véritable. A partir du Dévonien se montrent les Poissons. A l'époque du Permien et surtout dans le Jurassique, les Batraciens et les Reptiles abondent. Dans le Lias, apparaissent de rares vestiges de Mammifères, tous d'ailleurs Marsupiaux. Mais ils n'atteignent qu'un développement très restreint. Les Oiseaux se montrent dans le Jurassique supérieur, encore se rattachent-ils par bien des caractères aux Reptiles, dont ils descendent très certainement. Ce n'est que dans le terrain tertiaire que les Mammifères placentaires arrivent à leur apogée, et l'homme lui-même n'apparaît qu'au moment de la période quaternaire; encore depuis cette époque a-t-il subi d'énormes perfectionnements.

D'ailleurs les procédés de perfectionnement peuvent varier à l'infini. Ce que les uns obtiennent par la force, d'autres peuvent l'acquérir par l'agilité ou même par d'habiles artifices, dont nous pourrons plus tard donner de nombreux exemples. De la sorte une même espèce peut donner naissance à d'autres espèces extrêmement différentes les unes des autres, qui vont

en s'éloignant de plus en plus, et de la souche primitive, et des autres descendants de cette souche. C'est ainsi que les Batraciens primitifs tout en donnant une lignée directe, qui a conservé la plupart de leurs caractères, et constitue les Batraciens actuels, ont produit par des modifications profondes, d'une part les Reptiles et leurs descendants les Oiseaux, d'autre part sans aucun doute les Mammifères. Ainsi on doit renoncer d'une façon complète à la *théorie monophylétique*, un instant en honneur, qui voulait considérer le règne animal comme une chaîne ininterrompue de types issus directement les uns des autres. Elle est en contradiction avec un trop grand nombre de faits qu'elle ne peut parvenir à expliquer.

Une seule théorie est aujourd'hui acceptable, c'est la théorie *polyphylétique*, qui consiste à considérer le règne animal comme formé d'un certain nombre de séries poursuivant parallèlement leur développement. Les espèces constituant chaque série n'ont aucun rapport de filiation directe avec celles des séries voisines; mais deux séries peuvent tirer leur commune origine d'une espèce dont les descendants ont évolué dans deux directions différentes.

Parfois, à moins de se baser sur des théories hasardées et fragiles, on ne peut retrouver cette origine commune; les *séries* paraissent alors *indépendantes*, et c'est en pareilles séries que nous aurons à diviser immédiatement le Règne animal, dans la classification naturelle.

Lutte contre les conditions du milieu extérieur; adaptation. — La lutte pour la vie ne consiste pas seulement dans une rivalité constante avec les animaux de même régime. Tout être est soumis à l'influence des phénomènes extérieurs, des conditions que lui fait le milieu dans lequel il vit. Il a à lutter, en d'autres termes, contre le milieu extérieur, comme il le fait avec ses congénères rivaux. L'enjeu de la lutte est le même, les conditions du combat sont semblables; ici, comme tout à l'heure, celui-là seul pourra résister, qui sera mieux armé ou mieux protégé. La sélection naturelle aura donc encore pour effet de laisser survivre seuls, *les plus aptes* à supporter ces conditions de milieu; et peu à peu, par élimination des individus privés des qualités favorables, l'espèce se trouvera si merveilleusement adaptée au milieu où elle se développe, qu'on a pu dire que chaque espèce a été créée pour le milieu dans laquelle elle est appelée à vivre. C'est le principe de la *Théorie des causes finales*, bien séduisante pour les esprits superficiels, mais qui ne peut résister à un examen un peu sérieux.

Disparition de certaines espèces. — Voyons maintenant le sort des types moins favorisés, des vaincus du combat vital.

Un grand nombre d'entre eux disparaissent complètement, laissant le champ entièrement libre à leurs vainqueurs. Il se produit donc entre les espèces, comme nous l'avons vu se faire entre les individus d'une même espèce, une sorte de choix, ne laissant subsister que les types les mieux organisés. La Paléontologie nous montre un grand nombre de formes fossiles, aujourd'hui entièrement disparues, et dont on ne retrouve que les débris dans les couches géologiques. Pour ne parler que de la limitation de classes entières, les Cystidés, les Blastoïdes, les Trilobites, n'ont pas dépassé la période primaire. Les Ammonites, les Bélemnites, nées au début de la période secondaire, ont disparu avec la fin de celle-ci. Il en est de même de plusieurs grands groupes de Reptiles, les Ptérosauriens, les Ichthyosauriens, les Plésiosauriens, les Dinosauriens. Les Nummulites ne se trouvent que dans les couches tertiaires. Enfin, les grands Pachydermes de l'époque quaternaire n'ont plus d'autre représentant que le seul genre *Elephas*, qui lui-même semble en décadence.

Des types intéressants ont disparu à des époques appartenant au domaine de l'histoire. Tels le Dronte (*Dodo ineptus*) qui existait au dix-septième siècle, le *Dinornis*, l'*Æpyornis*, le grand Pingouin (*Alca impennis*) dont la disparition date de ces dernières années. De même encore ne tarderont pas à disparaître l'*Aurochs* dont il n'existe plus que quelques couples en Russie, et les grandes et célèbres Tortues des îles Galapagos.

D'autres espèces, sans disparaître sur toute l'étendue de la terre, ont été détruites ou chassées des territoires où elles ont été en contact avec une espèce voisine mieux armée, plus forte, ou simplement plus prolifique. L'Abeille que nous avons importée en Australie a détruit l'Abeille indigène dépourvue d'aiguillon ; la petite Blatte d'Asie a chassé de Russie sa grande congénère, etc.

Dans cette disparition des espèces à la surface du globe, deux faits principaux méritent d'appeler l'attention. Le premier, c'est la disparition rapide des espèces dont la taille atteint des proportions gigantesques. Parmi les fossiles, un assez grand nombre se présentent à nous avec des dimensions énormes. De telles espèces sont devenues fort rares aujourd'hui. Les gigantesques Reptiles secondaires ont fait une bien courte apparition ; il en est de même des grands Mammifères des époques tertiaire et quaternaire. A l'époque actuelle, la plupart des grands animaux qui ont persisté sont en voie rapide d'extinction et on peut prévoir à brève échéance leur disparition complète. Nous avons déjà

cité l'exemple des Aurochs et des grandes Tortues, nous pouvons y ajouter celui des Baleines, les colosses du règne animal, dont la rareté devient d'année en année plus grande. L'explication de ce fait est facile, si l'on fait attention que des corps pareils ont besoin pour leur entretien d'une abondance de nourriture qu'ils trouvent difficilement. Dès lors, malgré la puissance que doivent leur donner leurs dimensions exagérées, à cause même de ces dimensions, ils s'affaiblissent, se reproduisent mal et finissent par disparaître. Ils sont d'ailleurs en concurrence ardente avec des races plus prolifiques ou plus intelligentes, — l'homme par exemple, — qui, bien que plus faibles, finissent par l'emporter.

DISPARITION DES FORMES DE PASSAGE ; DÉLIMITATION DES ESPÈCES. — Le second fait sur lequel nous devons insister est d'une extrême importance au point de vue philosophique. C'est le rôle de la sélection naturelle dans la destruction des types intermédiaires entre deux espèces voisines. Si la doctrine transformiste est exacte, si les espèces descendent les unes des autres par des modifications insensibles, les types divers doivent être réunis les uns aux autres par des formes de passage intermédiaires et constituant une série continue. Il ne doit y avoir aucun hiatus dans la nature, et la chaîne des êtres ne doit présenter aucune interruption. Or, il arrive souvent que les espèces sont des entités distinctes les unes des autres, ayant des limites strictes, qui les séparent nettement des espèces voisines. Les adversaires du transformisme n'ont pas manqué d'invoquer cette discontinuité comme un des arguments les plus formels contre la descendance des espèces.

En réalité cette discontinuité n'est qu'apparente ; lorsqu'on étudie à fond un groupe zoologique, on s'aperçoit bien vite que les formes intermédiaires entre deux espèces, ou même entre deux genres ne manquent pas. Les malacologistes ou les entomologistes, à force de considérer les coquilles et les Insectes, ont dû multiplier le nombre des espèces et des genres au point que la classification de ces groupes est devenue un inextricable dédale. Ce ne sont en réalité que les espèces supérieures de chaque groupe qui sont bien nettement délimitées. Ce qui manque surtout aux zoologistes, ce qu'on ne retrouve qu'avec des peines infinies, ce sont les formes qui relient entre eux des groupes ayant au moins la valeur d'une famille, d'un ordre. Chose remarquable, la difficulté est d'autant plus grande qu'il s'agit d'un groupe de compréhension plus grande.

Tous les passages existent entre le Chien, le Loup et le Renard.

Il en est bien moins entre les Canidés et les familles voisines, moins encore entre les Carnivores et les autres ordres de Mammifères. Cette classe n'a pour ainsi dire aucun terme de passage avec celle des Reptiles d'où elle dérive cependant, et les Vertébrés sont bien plus isolés encore des autres embranchements.

D'ailleurs, ici encore, les conséquences de la sélection naturelle permettent de répondre victorieusement à l'objection, pour les cas où elle peut s'appliquer. Si la lutte pour la vie se manifeste dans la nature, c'est particulièrement entre animaux menant le même genre de vie, ayant les mêmes besoins et les mêmes tendances.

Considérons alors un type quelconque, et un autre, dérivé du premier par une modification adaptative déterminée. Primitivement ces deux types sont reliés par une série d'êtres présentant des modifications progressives et de plus en plus accentuées. Or ces divers types demandant à peu près les mêmes moyens d'existence, vont entrer en lutte réciproque; plusieurs d'entre eux disparaîtront; le type terminal mieux adapté que les autres persistera, mais il ne sera plus lié au type initial que par un certain nombre de formes isolées, par une série offrant de nombreuses lacunes; la discontinuité sera de la sorte établie.

Cette donnée n'implique pas d'ailleurs la suppression de toutes les formes inférieures. Le règne animal à l'heure actuelle ne renferme pas que les espèces terminales de chaque groupe. Heureusement pour la Zoologie comparative, un certain nombre de types primitifs et intermédiaires ont été conservés, nombre restreint sans doute, mais suffisant pour qu'on ait pu établir, grâce à ces formes précieuses, des enchaînements indiquant au moins à titre d'hypothèse probable la filiation des êtres. Nous ne nous arrêterons pas à réfuter les objections qu'on a voulu tirer de la persistance de ces formes, contre la théorie de la lutte pour la vie, de la sélection sexuelle, et par suite contre le transformisme tout entier. Étudions bien plutôt les procédés divers par lesquels ces espèces ont pu se conserver et échapper aux conséquences fatales que la lutte pour la vie devait entraîner pour elles.

Moyens de conservation des espèces déshéritées : Fécondité. — Les unes trouvent leur salut dans une prodigieuse fécondité, qui compense et au delà les pertes subies.

Cette fécondité est due soit à une augmentation énorme dans le nombre des éléments reproducteurs appelés à se développer, soit à une répétition fréquente des actes de reproduction, soit à ces deux causes à la fois.

Le premier mode est réalisé, par exemple chez les Huîtres qui

peuvent donner en une seule ponte plus d'un million d'œufs. Parmi les Papillons, le Bombyx de la Soie donne dans une seule ponte 7 à 800 œufs. Une reine d'Abeille pond de 50 à 60,000 œufs par an. Enfin chez certains Poissons, les œufs se comptent dans l'ovaire par centaines de mille.

La reproduction des Infusoires, qui se fait par scissiparité, est le plus frappant exemple du second mode de multiplication. A chaque reproduction, un seul être nouveau est produit, mais ce processus se reproduit dans certains types, toutes les heures. Le nombre des individus va croître ainsi en progression géométrique, et si la puissance de production se continuait toujours semblable, on peut calculer qu'au bout de vingt heures, il s'en serait produit un million. En réalité, cette puissance diminue et s'arrête même au bout d'un certain temps, jusqu'à ce qu'une conjugaison avec un autre individu vienne revivifier l'animal. On n'en évalue pas moins à 200, le nombre des individus produits réellement en vingt-quatre heures. De même, d'après Ehrenberg, un Rotifère donnant naissance en vingt-quatre heures, à quatre individus, donnerait au bout de dix jours 100 millions d'êtres nouveaux, en supposant que la fécondité se continue toujours égale.

Enfin de nombreux Insectes nous montreront l'emploi simultané de ces deux modes d'exagération dans la fécondité.

Un exemple remarquable peut en être donné dans la reproduction du Phylloxera. Une femelle après avoir passé l'hiver, donne naissance à son réveil à environ quarante œufs, d'où au bout de huit jours éclosent autant de femelles. Celles-ci, sans l'intervention d'aucun mâle, commencent à pondre, au bout de douze jours. La ponte dure quarante-cinq jours, à raison de trois à six œufs par jour. Cela fait une moyenne de 200 œufs. Cinq à huit générations se succèdent ainsi pendant l'été. On pourrait par suite évaluer à plusieurs milliards le nombre d'Insectes qui peuvent, dans le cours d'une année, émaner d'une seule femelle.

Un autre exemple bien remarquable peut être pris chez les Ténias. Un scolex de Ténia produit en moyenne de 13 à 14 anneaux par jour, contenant chacun environ 8,800 œufs. Si on évalue à quinze ans la vie du Ténia, il se sera formé une chaîne longue de 400 mètres, et contenant près de 80,000 anneaux. Un seul individu produit donc plus de 700 millions d'œufs.

On comprend qu'une telle fécondité permette à l'espèce qui en est capable d'échapper aux conséquences de la lutte pour la vie, alors même que ses représentants ne sont pas suffisam-

ment armés pour la défense. Des exemples que nous avons donnés, la plupart se rapportent à de tels cas, et on pourrait s'étonner à bon droit de la conservation de types aussi mal partagés au point de vue des moyens de protection, ou dont le développement, comme chez les Ténias, exige pour être mené à bien, un concours de circonstances si difficiles à réaliser. Une multiplication excessive est dans ces exemples, le seul préservatif, la seule arme permettant à l'espèce d'échapper à la destruction.

Changement de milieu, adaptation nouvelle. — D'autres types, ne possédant pas une fécondité semblable, n'ont dû leur salut qu'à une émigration plus ou moins lointaine. Laissant le champ de bataille au vainqueur, ils ont été chercher ailleurs leurs moyens d'existence.

Examinons les divers caractères que peut présenter cette émigration. La vie semble, tout au début, s'être manifestée dans les eaux de la mer. Les premières couches géologiques ne nous montrent guère que des fossiles marins. Aujourd'hui encore, c'est là qu'on rencontre le plus grand nombre de types animaux. Les Spongiaires, les Cœlentérés, les Echinodermes, appartiennent à peu près exclusivement à la mer. Parmi les Arthropodes, les Crustacés qui constituent le groupe primitif sont en grande majorité marins ; il en est de même chez les Mollusques; et si l'on veut établir un enchaînement montrant le développement successif de ces groupes, on ne peut le faire qu'en étudiant les animaux marins; les types d'eau douce ou terrestres restent isolés les uns des autres et viennent se ranger dans les cadres de la série ainsi établie, comme s'ils provenaient d'une émigration d'animaux marins, effectuée à des stades différents de l'évolution du groupe.

Les groupes exclusivement terrestres, ne renferment généralement que des êtres déjà hautement différenciés, et sont apparus assez tard sur la terre. On peut donc considérer la mer comme étant le milieu initial où s'est manifestée d'abord la vie animale. Il est naturel d'ailleurs de penser que c'est la zone littorale qui a été d'abord occupée, et ce n'est que lorsque la lutte pour la vie a commencé, qu'un certain nombre de types ont dû émigrer et aller peupler d'autres régions.

1° *Animaux des grands fonds.* — Le domaine qui semble s'offrir au premier abord comme le plus facilement accessible est la zone profonde de la mer, où les conditions d'existence ne diffèrent, semble-t-il, de celles du milieu primitif que par la diminution de la lumière, par l'augmentation de la pression, et par

la température peu élevée (—3°), conditions qui ne changent que par degrés insensibles. Ces régions paraissent donc devoir être occupées d'assez bonne heure, et en réalité les explorations sous-marines ont permis en effet de retrouver un grand nombre de types primitifs qu'on ne connaissait plus qu'à l'état fossile.

Néanmoins l'étude de la faune abyssale a montré que l'apparition de la vie dans les grandes profondeurs n'avait pas été aussi précoce qu'on l'avait cru d'abord. On ne rencontre pas en effet dans les grands fonds de formes primaires, et ce n'est qu'au milieu de la péricde secondaire que l'émigation a dû commencer. La raison de ce retard est facile à comprendre. La vie

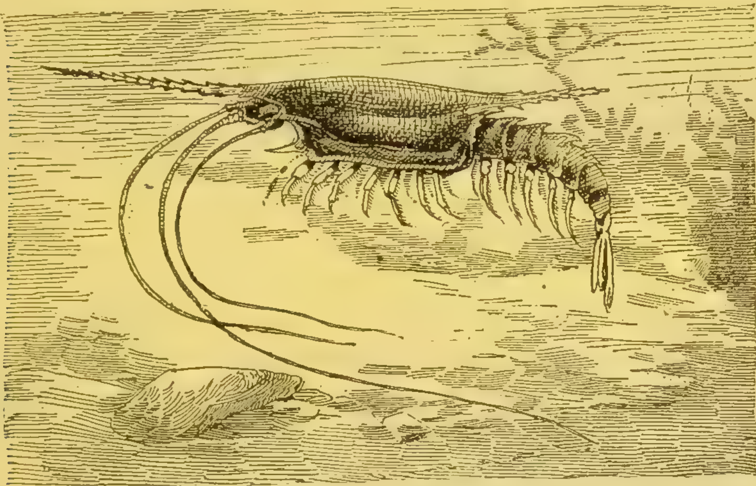


Fig. 1. — *Gnathophausia Zoea*, Willemoës Suhm. — Crustacé schizopode vivant à 1600 mètres de profondeur. — Grandeur naturelle.

dans ces abîmes de la mer est soumise à des conditions plus spéciales qu'un examen superficiel ne pourrait le faire croire. Pour ne parler que de la plus importante, la lumière empêche toute espèce de végétation, et enlève par là une source abondante de nourriture. Ces conditions nouvelles ne peuvent permettre l'existence des animaux qu'à la condition d'une adaptation préalable de ceux-ci. Cette adaptation a été facile aux Phytozoaires qui ne possèdent pas de milieu intérieur, qui sont pénétrés au contraire de toutes parts par l'eau dans laquelle ils vivent, et n'ont pas de la sorte à tenir un équilibre nécessaire entre les deux milieux. Ces animaux sont d'autre part peu sensibles à l'action de la lumière et se nourrissent des particules que les courants leur envoient, sans qu'il soit besoin pour eux de les rechercher et de les voir. Les types abyssaux appartenant à ce grand groupe diffèrent par suite relativement peu des types littoraux.

Il n'en est pas de même pour les êtres plus élevés, et à partir même des Holothuries, où commence à se constituer un milieu intérieur, les formes abyssales deviennent tout à fait spécialisées. Nous aurons à voir à propos de chaque groupe les transformations les plus importantes. Les principales tiennent d'une manière générale à l'obscurité profonde du fond de la mer abyssale. Les yeux disparaissent en général, tandis que les organes du toucher se développent, se perfectionnent et s'allongent en formes de tentacules (Crustacés abyssaux, fig. 1).

Il n'en est cependant pas toujours ainsi. Plusieurs animaux des grands fonds suppléent à l'absence de la lumière solaire par le fonctionnement d'organes phosphorescents, qui leur fournit la lumière nécessaire à la recherche de leur nourriture. Chez ces derniers, les yeux ne disparaissent pas. Bien au contraire, ils s'agrandissent démesurément, comme ceux des Rapaces nocturnes, pour laisser entrer le plus grand nombre possible de rayons lumineux. A ces modifications s'en ajoutent d'autres encore, dont le rôle est moins nettement apparent, et qui font de la faune abyssale un ensemble de types tout particuliers, bien différents des habitants des côtes.

2° *Animaux pélagiques.* — Un second domaine assez facile à conquérir est la région des hautes mers. L'animal, rampant d'abord sur le fond de la mer arrive, par des perfectionnements organiques successifs, à quitter ce sol et à nager dans le sein même des eaux. Il s'écarte peu d'abord de la zone littorale, mais bientôt un appareil natatoire se développe, il peut entreprendre de plus longues courses sans toucher le sol sous-marin; il devient pélagique.

Outre les progrès des organes de locomotion, les animaux pélagiques présentent des organes sensoriels remarquablement puissants; ils ont souvent une tendance à devenir transparents, sans doute pour mieux échapper à l'œil de leurs ennemis.

3° *Animaux d'eau douce ou terrestres.* — L'émigration la plus importante qui soit partie des zones marines littorales est celle qui a peuplé les eaux douces d'une part, la terre et l'air de l'autre. Cette dernière est de beaucoup la plus intéressante, et l'anatomie comparée nous montre tous les stades de cette émigration.

Les modifications doivent surtout porter sur les organes respiratoires. Si l'animal aquatique est déjà organisé pour marcher sur un sol solide, la transformation se fait bien facilement. Les organes de locomotion restent les mêmes, et l'appareil respiratoire seul est appelé à changer. Les Crabes terrestres et les

Cloportes nous montreront cette adaptation. Les branchies qui servaient à la respiration aquatique persistent dans certains cas ; elles peuvent encore fonctionner comme organes respiratoires, grâce à une provision d'eau que l'animal va renouveler de temps en temps, ou à une humidité que des dispositions anatomiques spéciales maintiennent toujours constante à la surface de ces branchies.

Mais en général la protection de ces délicats organes contre la dessiccation est inefficace. Les feuillets ou les filaments branchiaux que l'eau tenait écartés les uns des autres, s'accolent entre eux dans l'air; la surface respiratoire est par là même réduite à bien peu de chose, et la dessiccation arrête rapidement l'échange gazeux. La modification est alors plus profonde; les branchies disparaissent et on voit apparaître des poumons. Les Batraciens nous montreront nettement cette forme du passage de la vie aquatique à la vie aérienne. L'appareil circulatoire subit des modifications concomitantes.

Lorsque l'animal marin était un animal nageur, l'appareil locomoteur doit subir lui aussi de profondes modifications. C'est ainsi que les membres des Poissons diffèrent complètement de ceux des Vertébrés aériens. La forme du corps participe ainsi dans une large mesure aux modifications qui résultent du changement de milieu.

Adaptations superposées. — On peut établir que tous les animaux terrestres descendent d'êtres aquatiques, d'êtres marins. Mais inversement un certain nombre de ces animaux terrestres peuvent se réadapter jusqu'à un certain point à la vie aquatique. On en rencontre de remarquables exemples dans les groupes les plus nettement aériens : les Arachnides, les Insectes, les Mollusques pulmonés, les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères. En général l'adaptation nouvelle modifie peu les organes respiratoires. L'animal continue à respirer l'air en nature, et il doit revenir de temps à autre à la surface de l'eau, renouveler sa provision de gaz respirable. Cela est constant pour les Vertébrés, les Pulmonés et les Insectes adultes. Seules, un certain nombre de larves d'Insectes, et parmi les Arachnides, les *Hydracnes*, sont complètement adaptées à la vie aquatique; encore verrons-nous que la modification qui en résulte est bien peu profonde.

C'est sur l'appareil locomoteur que portent en général les modifications essentielles. Les pattes, primitivement faites pour marcher sur le sol, se transforment en nageoires. Cette transformation peut se faire de plusieurs façons et s'appliquer soit à une paire de pattes, soit à tous les membres. Ainsi, chez les Vertébrés,

tantôt les doigts sont simplement bordés par un large repli membraneux (Foulque, Grèbe); tantôt ils sont complètement réunis par une membrane (Crocodiles, Palmipèdes, Castor, Loutre); tantôt enfin, le membre tout entier se transforme, les doigts se réunissent, et la main devient une large palette, où les doigts perdent peu à peu leur individualité. Les divers stades de cette transformation sont représentés chez les Vertébrés par les Phoques, les Tortues marines, les Sirénides, les Cétacés. L'aile des Plongeons, des Pingouins et des Manchots s'est transformée de même en une nageoire, en perdant plus ou moins complètement sa fonction primitive, le vol.

Ainsi peuvent se superposer des adaptations successives qui viennent compliquer de plus en plus la structure du corps de l'individu, chacune d'elles laissant la trace évidente des modifications qu'elle a entraînées.

Influence du genre de vie de l'animal : développement d'un organe fréquemment en action. — La complication grandit bien autrement si l'on tient compte des diverses manières de vivre que peuvent offrir les animaux dans un même milieu. Toujours pour éviter les funestes conséquences de la lutte pour la vie, les animaux qui habitent un même milieu se partagent pour ainsi dire le domaine qui leur est échu pour l'exploiter chacun d'une façon particulière. De cette adaptation à une nouvelle manière de vivre, résultent des transformations anatomiques extrêmement intéressantes. Chaque genre de vie nécessite une disposition spéciale des organes. Le développement de ces caractères d'adaptation s'explique facilement par les deux lois suivantes énoncées par Lamarck :

1° *L'emploi fréquent et soutenu d'un organe quelconque fortifie peu à peu cet organe, le développe, l'agrandit et lui donne une puissance prépondérante* ;

2° *Le défaut constant d'usage d'un organe l'affaiblit invariablement, le détériore, diminue progressivement ses facultés et finit par le faire disparaître.*

Les preuves de ces deux lois sont d'observation courante; leurs applications abondent : les animaux des cavernes sont tous aveugles ; il en est de même de beaucoup de Crustacés des grands fonds, qui par contre ayant constamment à faire usage du tact, ont les organes spéciaux du toucher, antennes et pattes, développés démesurément. Les modifications résultant de l'usage ou de la perte de fonction d'un organe, faibles d'abord, vont en s'accentuant de génération en génération, et finalement constituent des caractères tout à fait typiques. C'est grâce à ces

adaptations secondaires que se différencient les unes des autres les diverses subdivisions d'un même grand groupe. Nous aurons constamment à nous en occuper dans le cours de cet ouvrage.

Fixation et parasitisme. — Parmi les adaptations que peuvent présenter les animaux, sans sortir du milieu qui leur est primitivement propre, deux se montrent comme particulièrement importantes par les modifications qu'elles entraînent. Ce sont la *fixation* et le *parasitisme*. Ces deux conditions offrent un facteur commun : l'immobilité relative.

Il est facile de voir les changements profonds qui en résultent :

1° Les organes locomoteurs s'atrophient, ou se modifient en vue de la fixation, ou enfin sont chargés simplement de la préhension des aliments. En général, celle-ci s'effectue par la formation d'un courant d'eau qui entraîne vers la bouche de l'animal les aliments nécessaires. Si les organes locomoteurs ne sont pas chargés de produire ce courant, c'est aux cils vibratiles des organes respiratoires que ce rôle est dévolu (Brachiopodes, Bryozoaires, Lamellibranches, Tuniciers);

2° Les particules entraînées sont très petites; elles n'ont pas besoin d'être divisées davantage. L'appareil masticateur disparaît donc;

3° L'entraînement de ces particules est fatal; l'animal n'a besoin ni de les rechercher, ni de les voir; aussi les organes des sens spéciaux disparaissent d'une façon plus ou moins complète, et il ne reste plus que des éléments de sensibilité générale ;

4° Les organes de copulation n'ont plus de raison d'être; l'animal devient hermaphrodite, ou, s'il est dioïque, comme la fécondation est livrée aux plus grands hasards, les produits génitaux sont versés au dehors en masses considérables, et les glandes génitales prennent un développement exagéré.

Quelquefois cependant (Copépodes parasites), la femelle seule est fixée ou parasite; le mâle est au contraire libre, de façon à pouvoir féconder les femelles, à la recherche desquelles il va. Ce dernier conserve alors sans grande modification la forme de ses congénères libres.

Chez les animaux sédentaires, il reste encore néanmoins une organisation assez complexe, en rapport avec les nombreuses fonctions que nécessite la vie indépendante. Il n'en est plus de même chez les espèces parasites, surtout chez les endoparasites, qui, une fois fixées, trouvent réunies dans leur hôte toutes les conditions nécessaires à leur vie. Aussi offrent-elles une dégradation organique bien plus grande que les espèces simplement fixées. Tous les appareils et organes peuvent disparaître

presque complètement ; seul l'appareil génital persiste, prend un énorme développement et parfois même une grande complication.

L'animal se transforme dans quelques types en simples sacs à œufs ; la forme du corps rempli de ces éléments se modifie, et n'a plus rien de ce qu'offraient les ancêtres immédiats. Le parasitisme est ainsi l'élément de modification le plus profond que nous présente la nature.

Mimétisme. — Il est enfin un certain nombre de cas tout particuliers, où la protection de l'espèce est assurée par un procédé bien curieux, dont on n'a pu encore expliquer suffisamment le mécanisme, et que l'on se borne le plus souvent à constater. Ce sont les cas de *mimétisme*.



Fig. 2. — *Phyllopteryx eques.*

Certains animaux prennent des colorations rappelant à peu près les objets qui les entourent, de façon qu'on ne peut les distinguer que très difficilement. Les Lichénées doivent leur nom à la ressemblance de leur robe avec les Lichens sur lesquels ces Lépidoptères nocturnes se tiennent attachés. La Crevette grise a la teinte du sable. Les animaux des Sargasses ont tous la coloration de ces algues. Beaucoup d'êtres qui vivent dans le feuillage sont colorés en vert. Les animaux pélagiques sont

aussi transparents que l'eau dans laquelle ils nagent : tels sont les Radiolaires, les Méduses, les Siphonophores, les Cténophores, beaucoup de Crustacés, quelques Annélides nageuses (*Alciope*, *Tomopteris*), les Hétéropodes, les Ptéropodes, et même des Vertébrés (Leptocéphale). Les plus curieux à cet égard sont les Phasmes qui imitent soit les feuilles, soit les branches d'arbres, et les *Phyllopteryx* (fig. 2) qui ressemblent à une algue déchiquetée.

La livrée de certains Insectes est modifiée dans un autre sens. Elle imite, au point qu'on s'y trompe facilement, l'aspect d'animaux voisins que leur force ou leur venin rend dangereux.

Ainsi la Sésie apiforme (fig. 3) est pareille à une Guêpe; il en est de même chez les Serpents, où les espèces inoffensives imitent fréquemment celles qui sont venimeuses. Des Chenilles prennent la livrée d'autres Chenilles dont le goût semble déplaire aux oiseaux. Enfin des Insectes appartenant à des ordres différents copient soit l'un d'entre eux, soit une graine, soit une épine, soit une feuille, et il faut une certaine attention pour les distinguer.


Fig. 3. — *Sesia apiformis*, mime de la Guêpe.

Grâce à ces caractères mimétiques, l'animal peut jouir d'une sécurité relative, ou se livrer, sans être aperçu, à la chasse de sa proie que son approche laisse sans inquiétude.

Caractères purement ornementaux. — Toutes les modifications que nous avons rapportées jusqu'ici sont essentiellement et directement utiles à la conservation de l'individu, et leur fixation par la sélection naturelle s'explique aisément. Il n'en est plus de même d'une série d'autres, qui semblent même plutôt dans certains cas devoir être nuisibles.

Telles sont les vives couleurs que présentent certains animaux, notamment les mâles. Tels sont aussi les appendices purement ornementaux des Gallinacés, la crinière du Lion, etc.

Darwin a tenté d'expliquer ces caractères en faisant entrevoir une forme nouvelle de la sélection sexuelle. Il suppose que les femelles exercent un choix parmi les mâles qui s'offrent à elles. Ce choix est dicté, semble-t-il, par des considérations où l'esthétique n'est pas étrangère; pour être recherchés par les femelles, les Paons font la roue, les Tétras effectuent des danses, les Combattants se livrent à des tournois, les Rossignols rivalisent d'élégance dans leurs trilles; le vainqueur dans cette lutte artistique sera choisi par la femelle, et transmettra ses qualités

aux êtres qui naîtront de cette union. Cette explication est satisfaisante dans bien des cas, principalement pour les caractères ornementaux sexuels, qui n'apparaissent parfois qu'au moment des amours et qui caractérisent alors les *robes de noce*. Mais elle n'est certainement pas générale. Si elle peut à la rigueur s'appliquer aux animaux supérieurs, il est difficile d'attribuer aux êtres moins élevés en organisation de semblables sentiments esthétiques. Que dire *à fortiori* des types fixés, ou des nombreux animaux chez lesquels l'accouplement, et par suite la recherche des conjoints ne s'accomplit pas, où la fécondation est forcément livrée au hasard? Beaucoup d'entre eux comptent parmi les plus ornés des animaux, et rien à l'heure actuelle ne peut expliquer un tel luxe.

§ 3. — *Lois qui régissent la variation des animaux.*

Nous avons passé en revue les diverses causes de variation des animaux. Nous n'avons pu citer que les principales ; il y en a d'innombrables, chacune pouvant ajouter ses effets à ceux qui ont été précédemment acquis.

Ainsi l'espèce va se modifiant constamment, s'éloignant du type primitif, et aussi des espèces qui descendent comme elle de ce dernier. On se demande dès lors comment l'Anatomie comparée pourra arriver à se retrouver dans cette complication d'adaptations supposées, comment elle parviendra à apprécier exactement les rapports des êtres entre eux. C'est que ces variations ne se font pas d'une façon quelconque; elles sont soumises à des lois fixes, à des règles constantes, qui constituent le fil conducteur de l'anatomiste comparateur, et forment la base des méthodes qu'il peut employer. Ce sont ces lois que nous allons examiner rapidement.

Homologie et analogie. — Il importe tout d'abord de poser quelques définitions.

Lorsqu'un même organe se modifie d'un type à un autre, il peut arriver que ses fonctions changent complètement, et ces transformations dans le rôle physiologique constituent le plus important facteur des modifications anatomiques; le membre antérieur préhensile de l'homme correspond bien évidemment à la patte de la plupart des Mammifères et des Reptiles, à l'aile de l'Oiseau, à la nageoire des Poissons.

De tels organes occupant chez deux types différents, la même position, ayant les mêmes rapports, la même constitution, la même origine, sont dits *homologues* (R. Owen). Inversement des

organes qui ne sont nullement homologues, peuvent être employés à la même fonction. Telles, l'aile de l'Oiseau, et l'aile de l'Insecte. Ces organes sans rapports anatomiques, mais jouant le même rôle, sont des *organes analogues*. On peut donc dire avec Geoffroy Saint-Hilaire que la fonction est indépendante de l'organe.

Lois morphologiques. — On le comprend, le principe même de l'Anatomie comparée se ramène à la recherche des homologies morphologiques, et nous sommes par suite amenés à rechercher les règles qui nous permettront de reconnaître ces homologies.

1° Il arrive fréquemment que dans toute une série d'espèces vivantes ou fossiles, un organe présente une suite de formes à transitions ménagées, reliant entre eux deux types extrêmes; l'homologie dans ce cas n'est pas difficile à établir. Il n'y a qu'à montrer la *continuité* des formes; mais pour y arriver il est nécessaire d'étudier le plus grand nombre possible d'espèces et de ne pas se confiner dans des monographies de types isolés, où la détermination des organes est souvent difficile. Si on se borne en effet à relever des stades trop éloignés les uns des autres, l'interprétation des résultats devient hypothétique ou même incertaine; les comparaisons que l'on tente manquent de précision, et l'on s'expose aux plus graves erreurs.

2° Malheureusement, il peut également se faire qu'une pareille série soit impossible à reconstituer, soit que les types de passage ne soient pas encore connus, soit qu'ils aient disparu à travers les époques géologiques. C'est notamment ce qui arrive le plus souvent, lorsqu'on compare entre eux deux grands groupes bien définis et non plus deux espèces.

Dans ce cas, on a recours, pour la détermination des homologies, au *Principe des connexions*, énoncé par Geoffroy Saint-Hilaire et d'après lequel les connexions, c'est-à-dire les rapports d'un organe avec les organes voisins, sont d'une constance absolue. *Un organe est plutôt altéré, atrophié, anéanti que transposé.* Ce principe est sans contredit le guide le plus précis, le fil directeur le plus sûr qui ait été donné à l'Anatomie comparée. Nous aurons à en citer par la suite de nombreuses applications. Mais il faut se garder de le trop généraliser, et de l'étendre à des types qui ne soient pas comparables entre eux : l'application du principe des connexions aux organes d'un Mollusque, et à ceux d'un Vertébré, n'aurait évidemment aucune raison d'être. C'est précisément dans la détermination des limites entre lesquelles il peut s'appliquer, que consiste la plus sérieuse difficulté.

Ces restrictions bien établies, il résulte du principe énoncé plus haut, qu'au moins dans l'étendue d'un même groupe, le plan général suivant lequel est construit l'organisme ne varie pas. La forme des différentes parties peut changer, leur position relative reste toujours la même. C'est le *Principe de l'unité de plan de composition*, conséquence directe du précédent ; Geoffroy Saint-Hilaire le croyait absolument général, et pensait que tous les animaux relevaient du même plan de structure. On restreint aujourd'hui son application aux animaux d'un même groupe, comme pour le principe des connexions, dont il n'est en définitive qu'un énoncé nouveau.

3° A ces principes purement morphologiques, viennent s'ajouter des données moins directes, comme celles que fournit la *tératologie*, c'est-à-dire l'étude des monstres ou des individus anormaux. Il arrive quelquefois en effet que l'évolution d'un organe ne se poursuit pas chez un individu isolé, jusqu'au point qu'elle atteint d'ordinaire dans l'espèce à laquelle il appartient. L'organe subit un arrêt de développement, il reste à un état ancestral. Ce cas tératologique constitue alors une indication précieuse. Il joue le rôle d'un type de passage, en nous fournissant une des phases intermédiaires de la transformation subie par l'organe.

Par exemple, tandis que le nombre des doigts de la patte du cheval se réduit en général à un seul, il arrive quelquefois que la régression ne se fait pas aussi complète, et la présence de chevaux possédant anormalement trois doigts — (Bucéphale, le cheval d'Alexandre, présentait notamment cette particularité) — nous montre que le cheval descend d'ancêtres munis de trois doigts à chaque pied, comme l'*Hipparion*.

4° Les résultats donnés par la tératologie rentrent d'ailleurs dans un ordre de faits bien plus généraux et autrement importants, ceux tirés des *études embryogéniques*.

Le domaine de l'embryogénie n'a été réellement ouvert aux zoologistes que depuis un demi-siècle. Mais la moisson de faits qu'on a pu y récolter est d'une richesse hors de proportion avec ce court espace de temps. Peu de recherches ont été aussi fructueuses, bien peu surtout ont pu donner des résultats aussi brillants et d'une portée aussi générale. A l'heure actuelle, une loi unique peut résumer les études embryogéniques, et montrer en même temps leur importance capitale. Elle est l'œuvre de tous les embryogénistes qui se sont succédé. On la trouve déjà dans les philosophes naturalistes du dix-huitième siècle à l'état d'hypothèse directrice. Mais Fritz Müller le premier l'énonça avec net-

teté, et en l'appuyant sur de nombreuses et précises observations : *Les formes successives que présente un animal durant son développement embryogénique ne sont que la répétition abrégée des formes traversées par son espèce pour arriver à son état actuel.*

C'est ce qu'on exprime aujourd'hui d'une façon plus courte en disant : *L'ontogénie est parallèle à la phylogénie.* Les têtards de Batraciens ressemblent évidemment à des Poissons adultes ; le fœtus des Mammifères a, à un moment donné, une circulation rappelant celle des Reptiles ; il possède des fentes branchiales, des arcs branchiaux comparables à ceux des Poissons.

Tous les Crustacés inférieurs, et même certains Décapodes, passent à l'origine par une phase commune, le *nauplius ;* chez les Crustacés supérieurs où cette phase n'est pas représentée

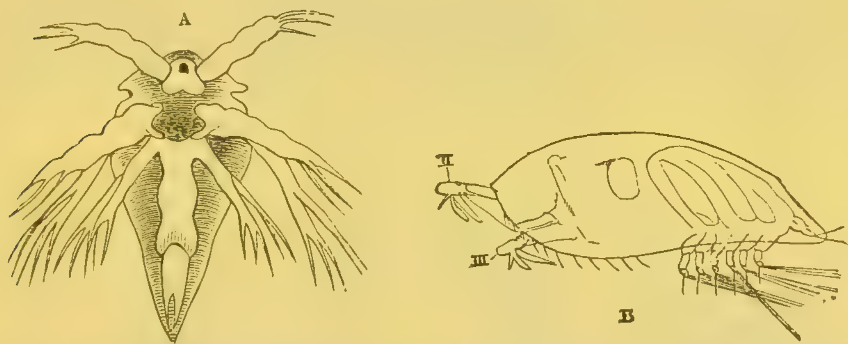


Fig. 4. — Formes larvaires des Cirripèdes. — A, stade Nauplius de *Balanus Balanoïdes* (Sp. Bate). — B, stade cypris de *Lernæodiscus Porcellanæ*; III, IIII, les deux paires d'antennes (Fr. Müller).

par une larve libre, on la retrouve comme phase embryonnaire, à l'intérieur de l'œuf. Beaucoup de Crustacés Décapodes sont, à leur naissance, pareils à des Schizopodes, et les Brachyoures gardent pendant quelque temps un abdomen de Macroure. Les exemples abondent, on en trouvera à chaque page dans ce livre.

Ainsi le développement embryonnaire est l'histoire abrégée, et se reproduisant sous nos yeux, du développement de l'espèce. Si ce fait est partout exact, rien ne sera facile comme de voir comment les organes homologues dérivent les uns des autres, comme de reconstituer l'arbre généalogique d'une espèce donnée.

Dans beaucoup de cas, l'application de ce principe a permis d'élucider sans conteste des problèmes insolubles par tout autre procédé. Ainsi Thompson découvre que les Anatifes passent par la forme Nauplius, et les Cirripèdes sont définitivement déta-

chés des Mollusques pour se relier aux Arthropodes. Spence Bate montre ensuite qu'ils prennent la forme Cypris, et voit dans les Cirrhipèdes des Ostracodes modifiés par la fixation (fig. 4).

De même les Lernéens, simples sacs à œufs parasites des Poissons, ont tout d'abord une forme semblable à celle des Copépodes. Ce ne sont que des Copépodes parasites.

Les Gastéropodes et les Lamellibranches ont une forme larvaire commune et sont rattachés étroitement les uns aux autres.

Les Limaces dépourvues de coquille descendent certainement de Pulmonés qui en étaient pourvus, et beaucoup de Nudibranches ont aussi dans leur jeune âge une coquille enroulée et fermée par un opercule.

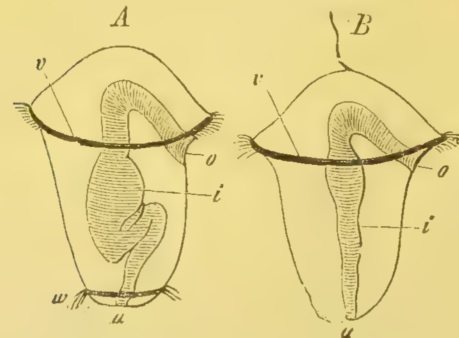


Fig. 5. — Larves d'Annélide et de Mollusque. — A, larve de Chétopode; *o*, bouche ; *i*, intestin ; *a*, anus ; *v*, bande ciliée préorale (Gegenbaur).
B, Trochosphère de *Chiton cinereus* (Lovén).

Enfin Lovén chez les Chitons, de Lacaze-Duthiers chez le Dentale, montrent une forme larvaire (fig. 5) semblable à celle des Annélides, et permettent aux transformistes modernes de rechercher dans ce dernier groupe l'origine des Mollusques.

Malheureusement, il n'est pas possible de considérer la loi de Fritz Müller comme étant l'expression d'une vérité absolue.

Tout d'abord les stades embryonnaires ne sont pas exactement semblables aux types ancestraux adultes. Une remarque le fait voir immédiatement. Ces ancêtres étaient forcément capables d'une vie indépendante. Or la plus grande partie de la vie embryonnaire se passe souvent dans l'œuf, à l'intérieur d'une enveloppe protectrice, où l'embryon est abrité avec soin de tout contact extérieur. Si l'on vient à briser cette enveloppe, l'embryon n'est pas capable de vivre librement. La forme ancestrale s'est donc modifiée pour devenir forme embryonnaire, et dans une mesure qu'il est parfois difficile d'apprécier. En effet des types très voisins peuvent présenter des développements très différents ; certains Oursins par exemple ont un développement direct, tandis que d'autres ont des larves étranges, les *Pluteus*.

De là une incertitude grave sur les données de l'embryogénie, impuissante à l'heure actuelle à discerner ce qui est primitif de ce qui est modifié.

En second lieu, si le développement de l'individu est semblable au développement de l'espèce, les phases qui se sont succédé pendant la longue suite des modifications phylogéniques devront se présenter dans le développement ontogénique avec un raccourcissement énorme dans la durée. Les changements vont se précipiter d'autant plus que le nombre de phases à franchir deviendra plus grand.

Ainsi va se produire, surtout dans les types supérieurs, une accélération considérable dans l'embryogénie, de façon à réaliser le but à atteindre, l'animal adulte, le plus rapidement possible. Des stades vont alors nous échapper, plusieurs même n'apparaîtront pas, et la marche de l'évolution pourra devenir méconnaissable.

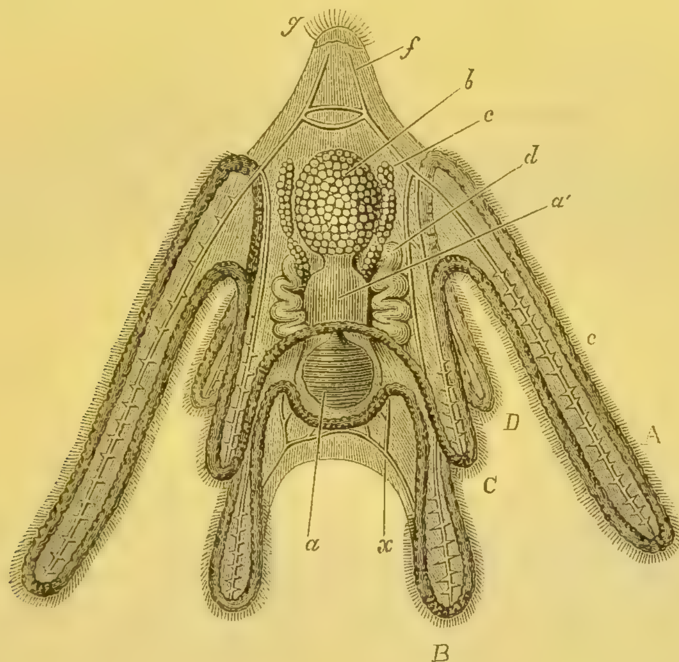


Fig. 6. — Larve *Pluteus* d'une Ophiure. — A, bras latéraux; B, bras inférieurs; C, bras antérieurs; D, bras postérieurs; *a*, bouche; *a'* œsophage; *b*, estomac; *c*, corps granuleux; *d*, premier indice du développement de l'*Ophiure*; *e*, frange ciliée; *f*, tiges calcaires du squelette; *g*, bourrelet cilié de l'extrémité supérieure; *x*, filets nerveux (J. Müller).

Ce n'est pas tout. Comme le travail embryogénique nécessite une protection constante et absolue, il tend à se produire entièrement dans l'œuf. Mais alors, la larve, incapable de prendre sa nourriture au dehors, doit être accompagnée, à l'intérieur même de l'œuf, d'une substance nutritive abondante et toute prête.

Cette accumulation de réserves alimentaires modifie la forme de l'embryon à un point tel, qu'il est parfois difficile

d'établir la concordance des diverses phases avec celles du développement normal, que présentent les êtres voisins, dont l'embryon est moins bien pourvu au point de vue nutritif.

Enfin, alors même que la larve est libre, elle prend souvent des formes d'adaptation secondaire, qui n'ont évidemment aucun rapport avec l'individu ancestral, et qui viennent troubler l'embryogénie, d'autant plus complètement qu'il est difficile de distinguer ces formes anormales des formes typiques (Larve *Pluteus* des Oursins et des Ophiures (fig. 6); *Tornaria* du *Balanoglossus*).

Ainsi se complique étrangement le problème de l'embryogénie. On ne peut pas se fier d'une façon absolue aux résultats qu'il fournit. Il importe avant toute chose de discerner rigoureusement les développements normaux des embryogénies modifiées, et de ne se baser que sur l'étude des premiers. Or une telle distinction est fort difficile, et on ne peut faire à cet égard qu'une remarque importante : très fréquemment il arrive que les formes vivipares, trouvant dans l'organisme maternel à la fois protection et nourriture, échappent plus facilement aux causes qui troublent l'embryogénie ; c'est donc parmi elles qu'il convient le plus souvent de rechercher les types intéressants.

Quoi qu'il en soit, les études embryogéniques, menées avec soin et interprétées avec prudence, donnent la clef de bien des problèmes zoologiques. Jointe à la morphologie, à la tératologie et à la paléontologie, l'embryogénie permet à l'Anatomie comparée d'étudier les rapports des êtres vivants avec une méthode sûre et précise, dont les résultats, contrôlés de plusieurs côtés, peuvent ainsi acquérir tous les critériums de la certitude scientifique.

§ 4. — *Constitution générale des êtres vivants.*

Protoplasmes; leurs propriétés. — Les propriétés dont l'ensemble constitue la vie se manifestent uniquement dans une classe de substances spéciales qu'on appelle les *protoplasmes*, et qui, par leur composition chimique, doivent être considérées comme un *mélange de substances albuminoïdes* auxquelles s'ajoute une quantité plus ou moins grande d'eau.

Ces protoplasmes sont animés de *mouvement*, c'est-à-dire peuvent modifier leur forme sans changer de volume; ils *respirent*, c'est-à-dire absorbent de l'oxygène et dégagent de l'acide carbonique ; ils *assimilent*, c'est-à-dire s'incorporent des *aliments*, des substances dont la nature chimique est, avant l'assimilation, différente de la leur, et par compensation *désassimilent*,

c'est-à-dire rejettent des déchets devenus impropres à la vie à la suite de l'oxydation respiratoire.

Au point de vue de la constitution physique, les protoplasmes paraissent en général granuleux ; ils semblent au premier abord constitués par une substance liquide, le *paraplasme*, tenant en suspension des granules infiniment petits d'une autre substance plus dense et plus réfringente, le *spongioplasme*. Kuppfer, Fromann, etc., ont, par une étude plus approfondie, montré que le spongioplasme était en réalité continu dans toute la masse protoplasmique; ils décrivent dès lors le protoplasma comme un réseau de spongioplasme, renfermant dans ses mailles une substance plus claire, le paraplasme. Bütschli, par des expériences récentes, a démontré enfin que la structure du protoplasma est au contraire vacuolaire, et comparable à celle de la mousse de savon ; les vacuoles sont remplies de paraplasme, et leurs parois sont formées par le spongioplasme. Il est parvenu à obtenir des substances ayant la même structure, et, comme conséquence, possédant un certain nombre des propriétés caractéristiques du protoplasma (1).

L'ensemble des propriétés chimiques, physiologiques et physiques que nous venons d'étudier, fait des protoplasmes des substances tout à fait spéciales, et bien différentes des composés chimiques ordinaires.

LIMITATION DES MASSES PROTOPLASMIQUES. — PLASTIDES ; LEURS DIFFÉRENCIATIONS. — A quelques exceptions près, les protoplasmes ne peuvent subsister à l'état de masses indivises d'une étendue considérable. Ils ne dépassent guère quelques dixièmes de millimètre. Arrivé à une certaine taille, le protoplasme se divise en deux ou plusieurs petites masses semblables à la première. Cette formation de nouveaux individus constitue une nouvelle propriété du protoplasme, la *reproduction*.

On désigne sous le nom de *plastides* les masses protoplasmiques réduites ainsi à des dimensions limitées.

Un plastide ne reste pas toujours à l'état de simplicité organique que nous venons de voir; en général, il se différencie au centre de l'élément un petit corps, lui-même de nature protoplasmique. On l'appelle le *noyau*. C'est une vésicule pleine d'un liquide, le *nucléoplasme*, et limitée par une membrane (fig. 7; fig. 8, A). Dans le liquide se trouve un filament pelotonné formé par une substance spéciale, la *plastine*, et contenant lui-même des granulations d'une autre substance, la *chromatine*, très avide de

(1) Verhandl. des Naturhist. Med. Vereins zu Heidelberg, N. F., t. 4, 1889. — A. Z. E., 2e s., t. 7, 1889.

certaines matières colorantes, l'éosine, le vert de méthyle, l'hématoxyline, le picrocarminate d'ammoniaque, etc. Dans le nucléoplasme sont contenus également de petits corpuscules, les *nucléoles*, semblant formés aussi de chromatine et parfois inclus dans le réseau nucléaire.

Enfin dans les plastides les plus différenciés, la partie extérieure du protoplasme se transforme en une *membrane* mince et élastique, qui fixe la forme de l'élément. Cette membrane n'est autre chose que du spongioplasme pur, exempt de toute vacuole paraplasmique ; c'est donc, elle aussi, une partie vivante.

On donne en général à ce plastide arrivé au maximum de complication le nom de *cellule*.

Division des noyaux. Karyokinèse. — Les noyaux, lorsqu'ils existent, prennent une part importante à la division de la cellule. Ils doivent en effet se diviser eux-mêmes, de façon que les cellules filles aient chacune un noyau semblable à celui de la cellule mère.

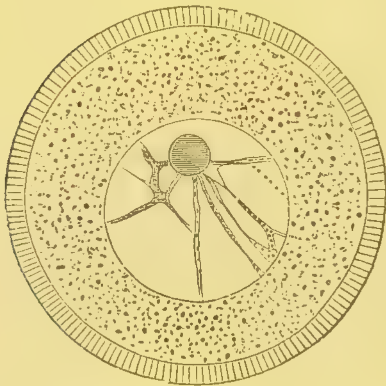


Fig. 7. — Œuf non mûr de *Toxopneustes lividus*, montrant le noyau avec un nucléole, et un réseau nucléolaire parsemé de granulations de chromatine (Hertwig).

Cette division peut se faire de deux manières. Dans le cas le plus simple, la division est *directe*. Le noyau s'allonge, s'étrangle en son milieu, en un mince pédicelle qui finit par se rompre, séparant ainsi les deux noyaux (division des Infusoires, fig. 60).

Plus généralement le processus se complique, et le noyau subit une série de phases dont l'ensemble constitue la *karyokinèse* (fig. 8). Ces phénomènes, étudiés d'abord avec soin chez les végétaux, ont été plus tard étendus aux animaux, chez lesquels ils sont à peu près identiques.

Lorsque la division va commencer, la membrane nucléaire difflue peu à peu, et le protoplasma pénètre au milieu du nucléoplasme, mais sans se mélanger à lui. Ce dernier en effet persiste indépendant, sous forme de stries convergeant aux deux pôles opposés, de façon que leur ensemble offre l'aspect d'un tonnelet (fig. 8, F, *f*). Le filament nucléaire pelotonné s'épaissit en se raccourcissant, et se divise bientôt en un certain nombre de segments, qui ont tous la forme d'un U et se rassemblent dans le plan équatorial du tonnelet (B), leur sommet tourné vers le centre. La figure qu'ils forment ainsi est un *aster* (D). Chacun

d'eux se divise alors dans toute sa longueur en deux moitiés (C) elles-mêmes en forme d'U, qui bientôt se séparent l'une de l'autre (E), et, suivant les fibrilles du tonnelet, se rendent

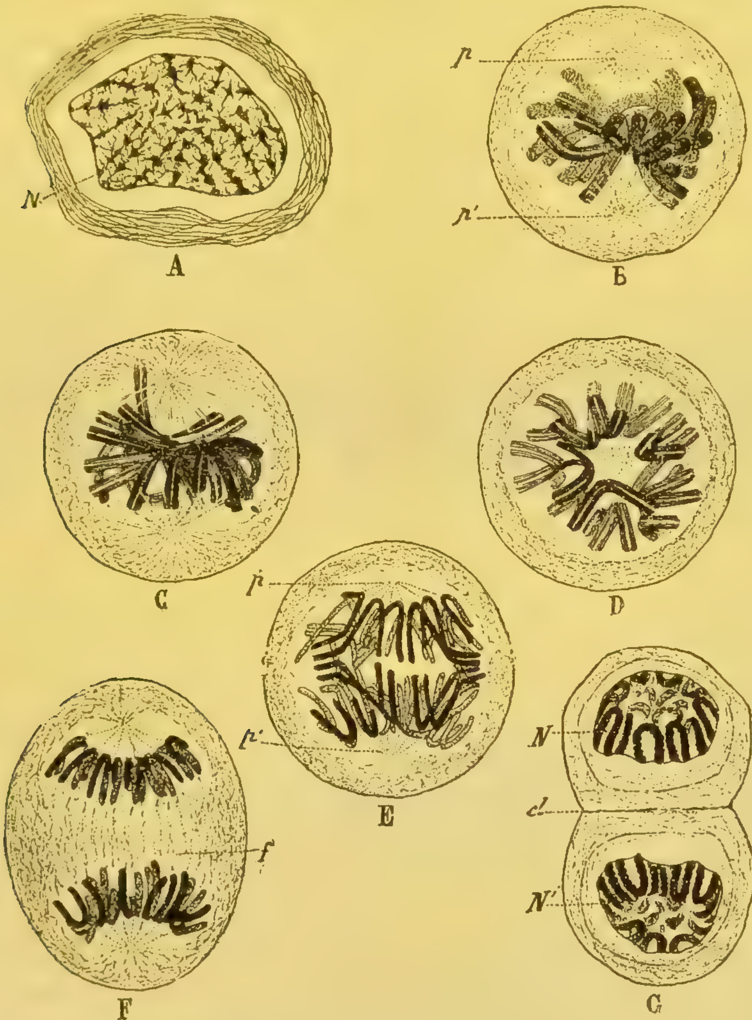


Fig. 8. — Cellules de l'épiderme de *Salamandra maculosa*, en voie de division karyokinétique. — A. Cellule au repos, montrant dans son noyau N le filament nucléaire pelotonné et ses granulations de chromatine. — B. Le noyau s'est condensé et raccourci, puis divisé en un certain nombre de fragments en forme d'U ; des filaments de nucléoplasme se disposent autour de deux pôles *p* et *p'*. — C. Division longitudinale des U. — D. Le même stade, vu du pôle supérieur, montrant la disposition des U (aster). — E. Séparation des U. — F. Ils s'acheminent vers chacun des pôles, en suivant les filaments directeurs, *f*. — G. Constitution des deux nouveaux noyaux, N et N', et formation de la cloison mitoyenne, *cl* (Rabl).

chacune à l'un des pôles (F). Leur ensemble forme deux plaques nucléaires, qui s'éloignent peu à peu l'une de l'autre pour se rendre aux deux pôles, où il se forme deux nouveaux aster. Les fragments d'un même groupe se réunissent alors en un

nouveau filament nucléaire, la membrane se forme, et deux noyaux sont ainsi constitués (G). C'est alors seulement que, en général, au sein du protoplasma fondamental, le spongioplasme se dispose de façon à former entre les deux noyaux une plaque dépourvue de paraplasma; celle-ci est une cloison mitoyenne séparant les deux cellules nouvelles, qui contiennent chacune un noyau. La division cellulaire est effectuée.

Plastides isolés. — Leur évolution. — Une cellule donnée peut vivre isolée de toute autre cellule et conserver pendant toute son existence une indépendance absolue. Elle peut se diviser suivant un des modes que nous venons d'étudier. Mais les deux moitiés se séparent et constituent deux êtres unicellulaires indépendants. On réunit tous ces êtres dans un même groupe, les Protozoaires, dont le nom est par suite synonyme d'animal unicellulaire. D'ailleurs le plastide unique qui forme leur corps peut posséder une plasticité considérable, qui lui permet de subir des modifications très grandes, et nous verrons, dans le chapitre relatif aux Protozoaires, que ces êtres peuvent atteindre une complication si peu en rapport avec leur simplicité organique, qu'on a été parfois conduit à nier cette dernière, et à voir dans les Infusoires des organismes pluricellulaires même compliqués (Ehrenberg). La plupart de ces plastides ne naissent pas tels qu'ils doivent être, et subissent durant leur existence une série de modifications successives qui les amènent à un état définitif considéré comme l'*état adulte*. La succession des diverses phases ainsi traversées constitue l'*évolution* de l'être. Nous aurons à insister plus encore sur cette évolution à propos des êtres pluricellulaires.

Plastides assemblés en colonies. — Il arrive quelquefois que les diverses cellules issues les unes des autres par division, au lieu de se séparer aussitôt formées, restent associées, sans que leur forme commune se modifie sensiblement. Il se constitue ainsi une colonie d'êtres tous semblables entre eux, mais vivant d'une vie commune.

Ces colonies peuvent être considérées comme constituant déjà un *organisme*, une unité nouvelle, un véritable *individu*. Toutefois, les diverses cellules qui les composent conservent une indépendance relative, et gardent une individualité qui les rend comparables à des individus unicellulaires. Rien n'est changé dans leur mode d'existence. Chacun vit pour son compte, sans aucune solidarité avec ses voisins. Ces organismes ne sont donc que des Protozoaires coloniaux, et ne peuvent à aucun titre être séparés des Protozoaires libres : ils diffèrent des êtres plus

compliqués que nous allons rencontrer ensuite, en ce que les éléments de la colonie restent tous semblables entre eux.

Animaux pluricellulaires. — Mérides. — Tissus. — Lorsque des plastides sont ainsi associés, ils ne tardent pas à être influencés par leur voisinage réciproque ; ils tendent à se diviser le travail nécessaire à la vie de l'association, prennent alors des formes appropriées au rôle qu'ils doivent remplir, les autres fonctions étant laissées à leurs voisins, et peu à peu les divers éléments anatomiques de l'organisme se différencient les uns des autres. D'ailleurs, en général, plusieurs éléments subissent simultanément la même différenciation. On désigne sous le nom de *tissu* l'ensemble des plastides dont les modifications se sont faites dans le même sens, et en vue de remplir une même fonction.

A mesure que s'accentue la différenciation entre les cellules et leur spécialisation, chacune d'elles devient de plus en plus incapable de se suffire à elle-même. Elle est apte à jouer un rôle dans la colonie, rien de plus. Aussi, elle se solidarise peu à peu avec ses congénères, perdant son individualité, et ne pouvant se séparer sans mourir. Le terme d'individu n'est plus applicable à ces éléments ; en revanche, on peut l'employer pour désigner la colonie, qui forme à présent un tout unique et bien net. Ce terme change donc de sens. Si nous appelions plastide l'individu unicellulaire, il y a intérêt à appeler d'un nom spécial, *méride* par exemple, cet individu d'ordre plus élevé, et où les cellules associées sont différenciées de façon à former divers tissus.

Divers degrés de différenciation des Mérides : Mésozoaires. — Tous les animaux supérieurs aux Protozoaires étant au moins des mérides sont des êtres pluricellulaires, dont les éléments anatomiques constituent des tissus différenciés. Mais, même en ne considérant que les animaux réduits à des mérides isolés, des degrés se manifestent dans cette différenciation.

Dans un premier stade, l'organisme est formé par une masse de cellules sans cavité centrale. Les cellules périphériques se trouvent dans des conditions d'existence tout à fait différentes de celles qui sont placées au centre. Elles prennent donc un aspect spécial et les éléments anatomiques qui constituent le corps se divisent dès lors en deux groupes : un groupe *exodermique* superficiel, et un groupe *endodermique* interne, revêtu de toutes parts par le premier. Cette forme, assez commune dans les stades embryonnaires (*planula*, fig. 9 A), est représentée dans le règne animal par un fort petit nombre d'êtres, découverts récem-

ment, et réunis dans le groupe des MÉSOZOAIRES. Leur découverte, venant combler une lacune importante dans l'échelle animale, a eu un grand retentissement; mais on semble avoir exagéré leur rôle phylogénique et nous aurons même à discuter plus tard la légitimité de la constitution de ce groupe.

CONSTITUTION GÉNÉRALE DES MÉRIDES MÉTAZOAIRES. — L'immense majorité des animaux constitue un troisième groupe, celui des MÉTAZOAIRES, où les cellules deviennent beaucoup plus nombreuses, et acquièrent un degré de différenciation considérable. Malgré l'extrême variété de complication qu'ils présentent,

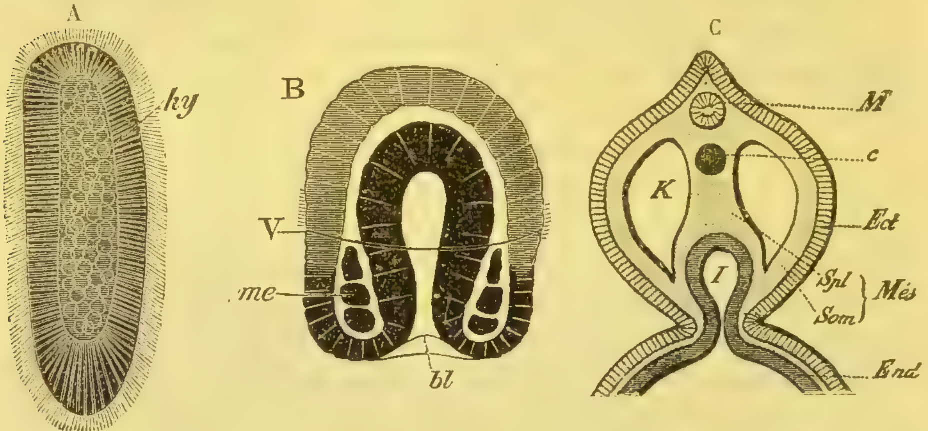


Fig. 9. — A. Planula de l'*Eucope* (*Obelia*) *polystyla* : *hy*, endoderme (Kowalevsky).
B, Gastrula de *Paludina vivipara :* V, velum ; *me*, mésoderme ; *bl*, blastopore (Bütschli).
C, Schéma d'un embryon peu avancé de Vertébré : M, canal médullaire; *c*, corde dorsale; K, cavité générale ; *Ect*, ectoderme ; *End*, endoderme ; *Spl*, splanchnopleure ; *Som*, somatopleure ; I, tube digestif communiquant avec la vésicule ombilicale.

les mérides métazoaires dérivent tous d'un même type schématique, représenté fréquemment aussi dans les états embryonnaires par la *Gastrula* (fig. 9 B). C'est un sac entourant une cavité centrale, la *cavité digestive primitive* ou *archentéron*, et dont la paroi présente trois feuillets : un feuillet externe, l'*exoderme*, un feuillet moyen, le *mésoderme*, qui peut manquer dans certains cas, un feuillet interne, revêtant immédiatement l'archentéron, l'*endoderme*. La cavité digestive s'ouvre à l'extérieur par un orifice (bouche ou blastopore) sur les lèvres duquel l'endoderme et l'exoderme sont en continuité l'un avec l'autre. Dans les mérides plus développés, un second orifice peut mettre la cavité digestive en relation avec l'extérieur. C'est un orifice de sortie, l'*anus*.

Le mésoderme à son tour se délamine sur une certaine étendue

en deux couches (fig. 9, C), séparées par une cavité close. La cavité est le *cœlome* ou *cavité générale :* celle des couches mésodermiques qui est appliquée contre l'exoderme est la *somatopleure;* l'autre est la *splanchnopleure*, elle est en contact avec l'endoderme.

A leur tour, les cellules qui constituent les trois feuillets fondamentaux se différencient ; mais dans toute l'étendue du règne animal, chacun des feuillets donne toujours les mêmes tissus. L'exoderme donne le revêtement extérieur du corps, les glandes qui s'y rattachent, et, sauf de rares exceptions, le système nerveux central.

L'endoderme donne le revêtement épithélial du tube digestif et ses glandes.

Le mésoderme enfin donne les tissus conjonctifs, le tissu musculaire, le sang, la lymphe, et probablement toujours un certain nombre des éléments nerveux.

Multiplication des Mérides. — Colonies de Mérides ; Zoïdes. — Les mérides ont, comme les plastides, la propriété de se multiplier directement, sans l'intervention d'un autre individu. Ce procédé de reproduction, qu'on désigne sous le nom de reproduction asexuée, peut comprendre deux modes, essentiellement d'ailleurs peu différents.

D'abord, tout comme nous l'avons vu pour les êtres unicellulaires, ils peuvent se diviser en deux individus semblables entre eux et semblables à l'être primitif. C'est la reproduction par *scissiparité.*

Le second mode est plus général et plus remarquable encore. C'est la reproduction par *bourgeonnement* ou *gemmiparité.* Etant donné un méride, lorsqu'il a acquis une certaine taille, il apparaît en un point de son corps, une protubérance, à laquelle prennent part des tissus provenant à la fois des trois feuillets de l'organisme primitif. La protubérance grandit, change de forme, et finalement se transforme peu à peu en un nouvel être semblable au premier. C'est là un *bourgeon.* Celui-ci peut se détacher de l'individu qui l'a produit, devenir libre, et constituer réellement une nouvelle unité, un nouveau méride.

Dans d'autres cas, au contraire, les individus ne se séparent pas : ils restent attachés au parent, et forment une colonie, comme les cellules nées les unes des autres s'associent pour faire un être pluricellulaire.

Mais dans le cas actuel, chacun des individus composants étant lui-même une colonie, un *méride*, comme nous l'avons appelé, nous sommes en présence d'une colonie d'ordre plus élevé, d'une

colonie de colonies, ou colonie de second ordre. (Colonies d'Hydraires, de Bryozoaires.)

Ce qui se passait pour les plastides associés en colonies, se solidarisant pour devenir un méride, va se répéter trait pour trait dans les colonies de mérides. Les individus composants, d'abord tous identiques les uns aux autres et n'ayant entre eux que des rapports, pour ainsi dire, de voisinage, tendent à resserrer ces rapports. S'adaptant chacun à un rôle spécial dans la colonie et se transformant en vue de ce rôle, ils se solidarisent peu à peu, et leur ensemble forme bientôt un tout homogène, dont les diverses parties sont indispensables les unes aux autres, et ne peuvent s'isoler sans perir. La colonie est donc devenue un individu, de troisième ordre celui-là, dont les mérides constituants ne sont que les parties intégrantes. Nous pouvons donner le nom de *zoïde* à cette individualité nouvelle. Ex. : Annélides, Ténias, etc.

Enfin, à leur tour, les zoïdes en bourgeonnant peuvent donner naissance à d'autres zoïdes, qui, ou bien se séparent du zoïde primitif, ou bien restent unis en colonie avec lui. Bien qu'il n'y ait pas d'exemples de concentration aussi nets que ceux que nous donnent les zoïdes, ces colonies de quatrième ordre peuvent arriver elles aussi à atteindre un certain degré d'individualité; on les désigne alors sous le nom de *dèmes* (1).

Nous trouverons de remarquables applications de cette complication graduelle dans le groupe des Cœlentérés. Nous y rencontrerons en effet des mérides (Hydre d'eau douce), des zoïdes (polype coralliaire) et des dèmes (Pennatule). Mais les autres groupes du règne animal nous les offrent aussi : le nauplius des Crustacés, la trochosphère des Vers sont des mérides ; une Annélide, un Crustacé sont des zoïdes.

Loi de répétition des parties. — Organes homodynames. — Puisqu'un zoïde est formé d'individus morphologiquement semblables associés les uns aux autres, les organes propres à ces divers individus primitifs doivent se répéter dans toute l'étendue du corps de l'individu composé. Cette loi n'avait pas échappé aux anatomistes. En 1827, Moquin-Tandon montre qu'on peut considérer une Sangsue comme formée d'une série de parties, de *zoonites* équivalents. Dugès, généralisant cette idée, proclame qu'elle est applicable à tous les animaux, que chacun d'eux, aussi bien le polype du Corail que l'animal articulé, est formé de parties semblables, se répétant dans un ordre déter-

(1) Les noms de plastides, mérides, zoïdes et dèmes ont été proposés par Edmond Perrier dans les *Colonies animales* (Paris, 1879).

miné. C'est la loi de la *répétition des parties*. Chacune de ces parties à son tour porte des organes, qui se répéteront dans toute la série de zoonites, en se modifiant plus ou moins suivant l'adaptation spéciale à chaque segment. Si nous considérons chacun de ces segments comme un individu spécial, les divers organes ainsi répétés sont simplement, malgré leur variété, des organes homologues ; dans le cas spécial qui nous occupe, on les désigne sous le nom d'*organes homodynames*.

§ 5. — *Classification du Règne animal.*

Nous avons vu qu'on pouvait établir dans le règne animal trois divisions primordiales : les PROTOZOAIRES, les MÉSOZOAIRES et les MÉTAZOAIRES dont la définition a été donnée plus haut.

DIVISION DES MÉTAZOAIRES EN DEUX TYPES DE STRUCTURE : PHYTOZOAIRES ; ARTIOZOAIRES. — Les Métazoaires sont de beaucoup les plus nombreux, et ceux qui présentent la plus grande variété. Aussi doit-on les répartir à leur tour en plusieurs groupes.

Quel que soit le degré de complication auquel ils soient parvenus, les animaux de ce sous-règne se modifient, en effet, de façons diverses, par suite du mode d'existence qui caractérise chacun d'eux, et ils peuvent ainsi se diviser en groupes, dans chacun desquels nous pourrons trouver les stades de constitution indiqués plus haut. Tout d'abord les êtres peuvent affecter deux manières de vivre opposées : ou bien ils se fixent au sol, et vivent à la manière des végétaux, constamment attachés aux parages où ils ont pris naissance ; ou bien ils restent libres et mobiles durant toute leur existence.

Dans le premier cas, le mode de vie analogue à celui des plantes amène tout naturellement le corps à présenter une disposition semblable à celle des végétaux, notamment dans la disposition des bourgeons qui viennent constituer une colonie. Ils poussent irrégulièrement et la colonie se ramifie en tous sens, à la façon d'un arbre. C'est là un mode très habituel chez les Spongiaires, les Cœlentérés et les Bryozoaires. Il peut aussi se faire que la colonie s'étale sur le sol, et y forme une sorte de plaque ou de réseau d'où émergent les divers individus. C'est à cet état, connu dans le règne végétal chez les Muscinées, que se trouvent aussi très fréquemment les Bryozaires et les Cœlentérés ; c'est l'état le plus fréquent des Spongiaires et des Tuniciers.

Dans certains types d'animaux fixés, le bourgeonnement, au lieu de se faire au hasard, peut se régulariser. Alors, les bourgeons se disposent en verticille autour d'un même axe. Cette

disposition si remarquable avait frappé depuis longtemps les zoologistes, et fait donner aux animaux qui nous occupent le nom de *Rayonnés* ou *Actinozoaires*. Il vaut mieux leur donner celui de Phytozoaires, qui s'applique à tous les cas possibles, et a le mérite de rappeler les analogies de forme avec les plantes, dues à la similitude dans le mode d'existence.

Mais nous ne devons faire entrer dans ce groupe que des êtres pour lesquels la fixation est un caractère primordial. Nous devons donc en exclure les Bryozoaires et les Tuniciers, dont les individus composants sont primitivement des animaux libres, et chez lesquels la fixation est un phénomène d'adaptation secondaire. Nous allons d'ailleurs revenir tout à l'heure sur ce cas.

Dans les animaux libres, la forme est bien différente. Une partie antérieure se différencie sous le nom de *tête;* elle porte les organes des sens, destinés à éclairer la voie, et la bouche, ainsi prête à saisir tout de suite la proie aperçue. La partie postérieure, la *queue*, est par contre négligée, et il n'est pas rare de la voir figurer comme partie résiduelle, abandonnée par tous les organes importants. La face *ventrale* sur laquelle marche l'animal se distingue de la face *dorsale*. Enfin, un mode de symétrie spécial se manifeste, c'est la symétrie par rapport à un plan vertical longitudinal, ou *symétrie bilatérale*. De là le nom d'Artiozoaires réservé par de Blainville à ces animaux.

La disposition des bourgeons est ici tout autre; ils se forment toujours de façon à être placés les uns derrière les autres, en *série linéaire*, et constituent les *segments*, ou *zoonites* (Moquin-Tandon), ou *métamères* (Hœckel), que l'on retrouve si généralement dans le corps des Annélides, des Arthropodes, et des Vertébrés.

Pour que la division des Métazoaires en Phytozoaires et Artiozoaires soit *entièrement* acceptable, il faut compléter l'exposé que nous venons de faire de leurs caractères respectifs par quelques remarques importantes. Nous avons vu en effet que, dans la suite des générations qui se sont succédé pour donner naissance à un type actuellement vivant, des adaptations successives pouvaient se superposer les unes aux autres, chacune imprimant sa marque particulière, indélébile. Cela peut s'appliquer en ce qui concerne les caractères de symétrie. Un Phytozoaire peut à un moment donné s'être détaché du sol où il était fixé, et mener actuellement une vie libre. De même inversement un Artiozoaire peut se fixer et devenir sédentaire. Ces changements dans le genre de vie doivent par suite amener des modifications dans la disposition des parties et dans le mode de symétrie.

C'est en effet ce que nous constatons dans l'un et l'autre des deux grands groupes que nous venons d'établir.

Le cas où des Phytozoaires deviennent libres est assez fréquent. On en trouve de nombreux exemples, chez les Cœlentérés et surtout chez les Échinodermes. A l'époque actuelle, ces derniers sont presque tous libres, et il faut remonter à des époques géologiques reculées, pour trouver dans ce groupe des types fixés en nombre un peu considérable (Blastoïdes, Cystidés, Crinoïdes). Toutefois, la locomotion de ces animaux est toujours très lente et s'opère dans un sens quelconque ; aussi la symétrie radiée peut persister sans se modifier beaucoup. Mais si la locomotion est plus rapide, si surtout elle s'effectue toujours dans la direction du même méridien, la symétrie bilatérale apparaît. C'est le cas des Oursins irréguliers, et surtout des Holoturies, dont les téguments mous permettent une plasticité plus grande que le test rigide des Oursins. Nous verrons que la locomotion n'est d'ailleurs pas la seule cause qui entraîne une telle modification dans le mode de symétrie.

Quelle que soit l'étendue de ce changement, la répétition des parties autour d'un centre ou d'un axe persiste toujours ; l'asymétrie est due simplement à l'inégal développement de ces parties.

Les mêmes faits se retrouvent chez les Cœlentérés, mais avec moins de netteté, à cause du mode de locomotion de ces animaux, qui se laissent en général flotter au gré des vagues, ou nagent sans placer en avant un méridien déterminé. Ils conservent donc souvent à l'état de liberté leur symétrie rayonnée. Toutefois, beaucoup de Siphonophores présentent la symétrie bilatérale (*Physalia*, *Diphyes*, etc.).

Les cas inverses, où des Artiozoaires se fixent et prennent une disposition semblable à celle qui est caractérisque des Phytozoaires, sont un peu plus rares. Les Ascidies et les Bryozoaires en sont toutefois des exemples remarquables; ils forment des colonies encroûtantes, arborescentes on même rayonnées (Botrylle), tout comme des Phytozoaires. Le cas le plus curieux est celui de la *Syllis ramosa* découverte par le *Challenger*, et qui habite la cavité interne des Éponges ; son corps est en effet segmenté comme celui des *Syllis* ordinaires, mais en outre des bourgeons latéraux donnent d'autres *Syllis*, qui restent attachées à la première, et forment avec elle une colonie ramifiée. En tenant compte de ces remarques, l'établissement des deux types d'organisation indiqués plus haut se justifie pleinement.

Subdivision des types de structure. — Séries, embranchements. — Chacun des types d'organisation comprend des formes extrê-

mement variées, et rien ne nous indique *à priori* que celles-ci aient entre elles des rapports réels de parenté. Bien au contraire, elles se divisent en *séries* parallèlement développées, et telles que les êtres qui constituent chaque série n'ont aucun lien généalogique apparent avec ceux des séries voisines. Ils présentent seulement des caractères identiques de symétrie, dus à l'analogie du mode d'existence.

Au contraire tous les membres de ces *séries* ou *phylums* ont entre eux un rapport de parenté et on y rencontre simultanément des êtres simples, — des *mérides*, — des êtres compliqués, — des *zoïdes* ou des *dèmes*, — dérivés des premiers.

Dans certaines de ces séries, les divers individus ont entre eux une analogie de structure telle, qu'il est impossible de constituer des barrières de quelque importance entre les plus simples et les plus compliqués; la série est alors homogène, elle ne contient qu'un *embranchement*. D'autres fois au contraire, les individus d'une série ont pu évoluer dans divers sens, de façon à donner des types très différents les uns des autres, et en même temps séparés des types primitifs par la disparition des stades intermédiaires. La série se compose alors de plusieurs groupes, individuellement très homogènes, mais distincts les uns des autres. Ce sont des *embranchements*.

A l'inverse des séries, il peut se faire que les embranchements ne contiennent que des animaux ayant déjà atteint un degré de développement considérable, sensiblement le même pour tous les types qui le constituent.

Ces principes posés, nous pouvons résumer dans le tableau suivant les grands traits de la classification du règne animal que nous nous proposons d'adopter dans la suite de ces leçons.

SOUS-RÈGNE I. PROTOZOAIRES. — Corps constitué par une seule cellule, ou colonies formées de cellules identiques non différenciées.

SOUS-RÈGNE II. MÉSOZOAIRES. — Corps formé par un petit nombre de cellules, divisées en deux groupes, l'exoderme, l'endoderme.

SOUS-RÈGNE III. MÉTAZOAIRES. — Corps formé par un grand nombre de cellules, tirant leur origine de trois feuillets, l'exoderme, le mésoderme, l'endoderme.

I. Type de structure. Phytozoaires. — Corps ramifié ou rayonné. Animaux fixés, au moins dans les types primitifs.

Série 1. Spongiaires.

Série 2. Cœlentérés.

Série 3. Échinodermes.

II. Type de structure. Artiozoaires. — Corps à symétrie bilatérale. Animaux en général libres.

Série 1. Arthropodes.

Série 2. Néphridiés.

Embranchement 1. Némathelminthes.

Embranchement 2. Vers (avec Brachiopodes).

Embranchement 3. Plathelminthes.

Embranchement 4. Mollusques.

Embranchement 5. Tuniciers.

Embranchement 6. Vertébrés.

§ 6. — *Fonctions et appareils des animaux.*

Énumération et définition des fonctions des organismes dans le règne animal. — Les phènomènes de la vie sont la résultante des fonctions des éléments anatomiques. Nous connaissons déjà, d'une façon approchée, ces fonctions élémentaires. Le protoplasma qui forme la substance vivante est toujours en activité; constamment il s'incorpore à lui-même, il s'*assimile* de nouvelles particules de matières; constamment aussi, se passent dans son sein des phénomènes chimiques, dont le début est une oxydation, une absorption d'oxygène, et dont le résultat définitif est la production de matières de déchet, de substances *désassimilées*, qui doivent être éliminées hors de l'organisme. Il y a donc dans le corps de tout être vivant un tourbillon continuel de substances : les unes entrent dans le corps, les autres en sortent. L'ensemble des phénomènes relatifs à ce passage continu de matériaux constitue la *nutrition* de l'individu.

La nutrition comporte plusieurs fonctions : 1° la *digestion*, chargée de transformer en *substances assimilables*, pouvant être incorporées directement au protoplasma, certaines matières nommées *aliments*, fournies par le milieu extérieur. Cette transformation se fait au moyen de *sucs digestifs*, appartenant à la classe des *ferments solubles*, et sécrétés par la substance vivante;

2° La *respiration*, qui donne à l'organisme l'oxygène nécessaire à l'accomplissement des réactions chimiques vitales;

3° L'*excrétion*, qui a pour but de rejeter au dehors les substances de déchet résultant de ces réactions. Parmi ces substances, se trouve en grande abondance de l'acide carbonique. On est convenu de considérer le rejet d'acide carbonique comme faisant partie de la respiration, qui peut alors se définir la fonction qui régit les échanges de gaz entre l'organisme et le milieu extérieur; l'excrétion s'entend simplement du rejet des substances liquides.

En dehors de ces fonctions qui n'intéressent que l'individu lui-même, abstraction faite du monde extérieur, il en est d'autres qui ont pour but de mettre son organisme en rapport avec les êtres et les phénomènes extérieurs à lui. Ce sont les *fonctions de relation*, qui se laissent ramener à deux :

La première est la *sensibilité* ; elle renseigne l'organisme sur l'état et les modifications du milieu ambiant. Chacune des données ainsi fournies fait naître en lui une série de réactions, dont le processus intime est peu connu, mais qui se manifestent en général au dehors par un effet terminal passible d'observation. Ce résultat final peut être variable ; il se manifeste parfois par la mise en jeu d'une des fonctions de nutrition, tantôt en augmentant la sécrétion des sucs digestifs, tantôt en accélérant la respiration, etc. Plus souvent la réaction terminale de l'organisme sous l'influence des données de la sensibilité consiste au contraire dans l'accomplissement de certains mouvements ; ces derniers phénomènes rentrent alors dans la seconde des fonctions de relation, la *locomotion*, qui comprend l'ensemble des mouvements exécutés par l'organisme, soit pour se mettre en rapport avec les objets extérieurs, soit pour fuir leur influence.

Enfin un troisième groupe de fonctions a rapport à la conservation de l'espèce, par la formation de nouveaux individus. C'est la *reproduction*.

Division du travail physiologique. — Chez les Protozoaires, la cellule unique qui forme le corps est obligée à elle seule d'accomplir toutes ces fonctions. C'est encore ce qui a lieu chez les Mésozoaires et les moins élevés des Métazoaires, où chaque cellule agit pour son propre compte, et puise directement dans le milieu extérieur tout ce qui lui est nécessaire.

A mesure que l'on s'élève dans la série animale, une plus grande solidarité s'établit entre les éléments anatomiques. Ils se divisent le travail physiologique. Certains d'entre eux se chargent de la digestion, d'autres puisent l'oxygène directement dans le milieu ambiant, et vont le distribuer à toutes les cellules du corps ; d'autres s'adaptent à la locomotion et ainsi de suite. De la sorte les fonctions de l'organisme tendent à s'isoler peu à peu les unes des autres, chacune s'effectuant dans une sorte d'atelier qui lui est spécialement réservé. L'ensemble des organes dont se compose cet atelier constitue l'*appareil* particulier à chaque fonction.

Les choses se passent toutefois un peu différemment pour les fonctions de nutrition et pour les fonctions de relation. Ces dernières ont réellement un appareil spécial où elles s'exercent ex-

clusivement, les autres tissus ne possédant ces fonctions que d'une façon tout à fait obtuse. Au contraire les fonctions de nutrition s'exercent toujours dans toute cellule. Chaque élément assimile, respire, excrète. Les appareils spéciaux des fonctions de nutrition ne sont que des appareils servant d'intermédiaires entre le milieu extérieur et les cellules. Il y a donc lieu, dans le cas de chaque fonction de nutrition, de distinguer la *fonction élémentaire* qui est exercée par tout élément anatomique, de la *fonction générale*, qui nécessite un appareil spécial.

Dans tout organisme suffisamment élevé, on trouve en définitive un *appareil digestif*, un *appareil respiratoire*, un *appareil excréteur*, un *appareil locomoteur*, et un *appareil de la sensibilité*.

Mais cette séparation des fonctions nécessite, il est facile de le comprendre, des rapports continuels entre toutes les cellules d'un individu. Ces cellules ont en effet toutes besoin, par le fait seul qu'elles sont vivantes, d'aliments et d'oxygène. Elles doivent donc avoir des relations constantes avec l'appareil digestif et l'appareil respiratoire; de même elles doivent être constamment reliées à l'appareil excréteur.

Ces besoins entraînent l'apparition d'une nouvelle fonction, la *circulation*, d'un nouvel appareil, l'*appareil circulatoire;* l'oxygène, les matières assimilables sont versés par les appareils chargés de les fournir, dans un liquide, le sang, constamment en mouvement dans l'organisme, qui les amène au contact de toutes les cellules du corps, leur apportant ainsi la vie; il est chargé d'autre part de les débarrasser des matières de désassimilation, qu'il emporte à l'appareil excréteur pour être définitivement éliminées.

Les éléments anatomiques intérieurs cessent dès lors d'avoir aucun rapport direct avec le milieu ambiant; ils vivent en quelque sorte dans le sang, de là le nom de *milieu intérieur* que Claude Bernard a si justement donné à ce liquide organique.

Si à tous les appareils que nous venons d'énumérer, nous ajoutons un *appareil de soutien*, nécessaire, aussitôt que l'organisme devient un peu volumineux, pour maintenir dans leur position réciproque toutes les parties du corps; un *appareil conjonctif*, destiné à unir les uns aux autres tous les organes intérieurs, afin de leur assurer une solidité et une solidarité plus complètes; enfin un *appareil de revêtement*, formant à la surface du corps une couche continue, protégeant tous les organes délicats contre l'action destructrice du milieu extérieur, nous arriverons au total de dix appareils, que nous retrouverons plus ou moins complètement, et développés à des degrés variables dans

les divers groupes, et que nous étudierons toujours autant que possible dans l'ordre suivant :

1° Appareil de revêtement;
2° Appareil de soutien;
3° Appareil conjonctif;
4° Appareil digestif;
5° Appareil respiratoire;
6° Appareil circulatoire;
7° Appareil excréteur;
8° Appareil locomoteur;
9° Appareil de la sensibilité;
10° Appareil reproducteur.

I. Appareil de revêtement. — La nécessité d'une protection contre les dangers pouvant venir du milieu ambiant se montre

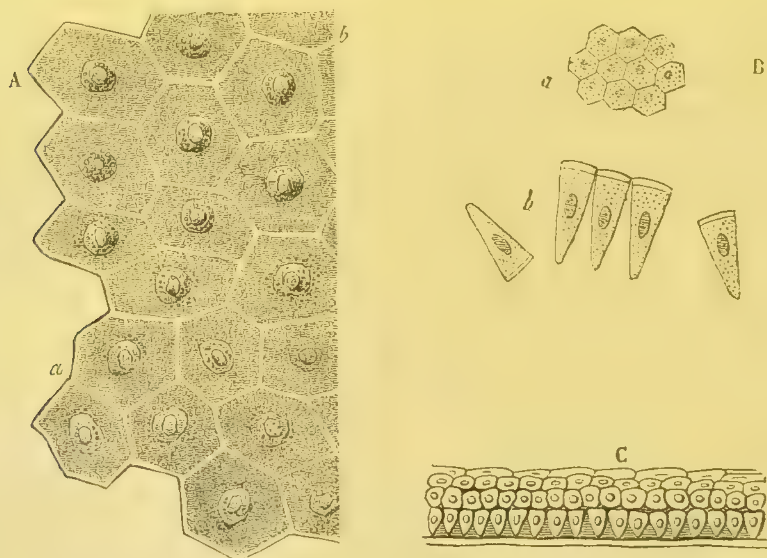


Fig. 10. — A, épithélium pavimenteux (Robin). — B, épithélium cylindrique : *a*, vu de face; *b*, cellules isolées. — C, épithélium stratifié (Küss et Duval).

déjà dans le groupe des Protozoaires. Même dans le cas où leur corps est formé de sarcode nu, la partie superficielle du protoplasma se modifie en une couche plus dense, plus résistante, l'*ectosarc*. Dans les types plus élevés, il se constitue une membrane, qui s'épaissit parfois au point de former une véritable carapace.

Chez les Métazoaires, ce sont naturellement les cellules les plus externes du corps, qui se modifient alors tout entières, pour former un véritable tissu de revêtement, l'*épiderme* issu de l'*exoderme*. Ces cellules sont juxtaposées, sans interposition de

substance interstitielle; les tissus présentant cette structure sont réunis sous le nom d'*épithéliums;* nous en retrouverons d'autres exemples. Les cellules peuvent être larges et plates (épithélium pavimenteux) (fig. 10, A), ou longues et étroites (épithélium cylindrique) (fig. 10, B); dans ce dernier cas, la partie superficielle est souvent formée d'un protoplasma plus dense, et coloré fortement par les réactifs; c'est ce qu'on nomme le *plateau*. Les cellules peuvent d'ailleurs être disposées sur une seule assise, ou sur plusieurs assises superposées (fig. 10, C). Elles sont attachées, au moins les cellules profondes, à une membrane anhiste, la *membrane basilaire*, qui est très probablement de nature conjonctive.

Le cas le plus simple est celui où l'épiderme, muni d'une seule assise, ou d'un petit nombre d'assises de cellules, existe seul au-dessus de la membrane basilaire. C'est seulement à son imperméabilité et à la résistance de la membrane basilaire, qu'il doit alors son rôle protecteur.

Le perfectionnement peut se faire de trois façons :

1° Les cellules épithéliales épaississent leur membrane superficielle, et celle-ci se modifie de façon à former un revêtement continu anhiste sur toute la surface du corps; ainsi se forme la cuticule des Vers, et la couche chitineuse des Arthropodes.

2° L'épiderme sécrète une substance cornée ou calcaire, qui se solidifie au-dessus de lui, et forme une croûte plus ou moins épaisse, anhiste, gardant avec l'épiderme formateur une indépendance assez grande. C'est le cas de la coquille des Mollusques, des tubes des Annélides, du tube chitineux qui enveloppe les Campanulaires, etc. C'est encore à ce genre de formation que se rattache la tunique des Tuniciers; mais elle en diffère par la présence de nombreuses cellules qui ont émigré dans l'intérieur de cet organe, et qui en font dès lors, non plus une substance inerte, mais un tissu vivant, analogue en apparence à certains tissus de soutien que nous étudierons bientôt.

3° Enfin, dans le cas d'un épiderme stratifié, les couches superficielles se modifient : les membranes des cellules s'épaississent, deviennent cornées; les éléments meurent, et ce sont en quelque sorte leurs cadavres qui forment le véritable organe de revêtement. C'est ce qui a lieu chez les Vertébrés aériens, et particulièrement chez les Mammifères. Cette *couche cornée* continue peut d'ailleurs varier considérablement, et former des émergences plus ou moins longues et abondantes, les écailles, les plumes, les poils, qui constituent au-dessus de la couche cornée générale un second revêtement protégeant l'organisme soit contre

les chocs et les frottements, soit contre la déperdition de chaleur.

Souvent, au-dessous de l'épiderme, le tissu conjonctif cutané qu'on désigne sous le nom de *derme* peut se durcir, s'imprégner même de calcaire, et former ainsi, tout en constituant des organes de soutien, un revêtement protecteur auquel peuvent ou non se joindre les productions de l'épiderme. C'est ce qui a lieu pour le test des Echinodermes, les écailles des Poissons, etc.

II. Appareil conjonctif. — Les tissus conjonctifs, toujours dérivés du mésoderme, présentent la plus extrême diversité; appelés en effet suivant les points du corps où ils se trouvent, suivant les organes auxquels ils sont attachés, à remplir des rôles très différents, ils doivent avoir par cela même des propriétés très variables.

Ils sont à peu près toujours formés de cellules séparées par une abondante substance interstitielle, et c'est en général des propriétés de cette substance que découlent celles du tissu.

Les cellules sont elles-mêmes très diverses, tantôt plus ou moins sphériques, tantôt au contraire étoilées et unies entre elles par leurs prolongements. Parfois ces prolongements sont très longs, et traversent une si grande étendue de tissu que beaucoup d'auteurs en font des éléments indépendants de nature non cellulaire. On a alors les *fibres cellules*. A la limite, on arrive aux *fibres conjonctives* proprement dites, allongées considérablement, et qu'on a souvent prises, ne voyant pas leur noyau, comme une dépendance de la substance interstitielle.

La substance interstitielle est quelquefois homogène; souvent on y aperçoit comme de fines fibrilles, colorées en bleu par le bleu de méthylène; mais les recherches récentes semblent indiquer que ce sont là de simples lignes de clivage de la substance interstitielle. Il peut cependant y avoir de vraies fibres, épaisses, résistantes, à réactions chimiques spéciales. Elles sont dépourvues de noyau et doivent être considérées comme de simples dépendances de la substance fondamentale, bien différentes par conséquent des fibres conjonctives. Ce sont les *fibres élastiques*, elles-mêmes décomposables en fibrilles. Quand elles existent, la substance qui remplit les mailles du double réseau des fibres est le plus souvent semi-liquide, albuminoïde; on l'appelle quelquefois le *liquide interstitiel*.

C'est suivant les proportions de ces divers éléments que les propriétés du tissu conjonctif varient.

Les cellules globuleuses existent seules dans le tissu conjonctif embryonnaire, dans le parenchyme des Plathelminthes, etc.

Elles sont séparées par du liquide interstitiel parcouru par de fines fibres anastomosées dans le *tissu gélatineux* de l'ombrelle des Méduses, et dans la plupart des animaux pélagiques transparents ; un tissu analogue se retrouve encore comme tissu protecteur au-dessus du cerveau des Céphalopodes, des Sélaciens, dans la gelée de Wharton du cordon ombilical des Mammifères, dans le corps vitré, etc.

Dans le *tissu conjonctif ordinaire*, les éléments coexistent, mais le réseau des fibres est absolument irrégulier, et forme un tissu lâche, dont l'exemple le plus net est le tissu sous-cutané des Vertébrés.

Enfin, dans les *tissus élastiques*, la gelée disparaît presque complètement, les cellules deviennent petites et ovales, les fibres élastiques prédominent, et s'orientent souvent de façon à former des *membranes*, des *tendons* ou des *ligaments*.

Une dernière forme toute spéciale de tissu conjonctif est constituée par les *endothéliums*. Les cellules existent seules, cellules aplaties, sans substance interstitielle appréciable, et solidement engrenées entre elles. Les endothéliums sont par leur structure très analogues aux épithéliums. Ils se disposent en revêtement à l'intérieur des vaisseaux ou autour de la cavité générale.

III. Appareil de soutien. — Le groupe que nous avons créé pour les appareils de soutien ne présente pas une aussi grande homogénéité que ceux que nous venons d'examiner. Le rôle d'appareil de soutien n'est pas en effet dévolu à un tissu spécial, mais à des éléments de nature épithéliale ou de nature conjonctive.

Nous avons vu que les cellules épidermiques peuvent, en se modifiant légèrement, constituer des organes de soutien.

Nous avons vu également que le derme, en se calcifiant, formait des organes servant aussi bien au soutien qu'à la protection du corps ; le tissu élastique et le tissu conjonctif ordinaire lui-même peuvent jusqu'à un certain point être qualifiés de tissus de soutien. On réserve plus particulièrement ce nom au *tissu cartilagineux* et au *tissu osseux*, qui sont, par leur origine mésodermique et par la forme de leurs éléments, des variétés de tissu conjonctif. Le tissu osseux ne se trouve que chez les Vertébrés. C'est aussi dans ce groupe qu'est le mieux développé le tissu cartilagineux, quoiqu'on le rencontre également chez les Annélides et chez les Mollusques, mais moins répandu, et moins nettement distinct du tissu conjonctif.

Nous renvoyons l'étude générale de ces tissus au chapitre où nous nous occuperons du squelette des Vertébrés.

IV. Appareil digestif. — La digestion se fait directement chez les Protozoaires; l'aliment est englobé dans le protoplasme et digéré sur place.

Chez les Protozoaires nus, il peut pénétrer par un point quelconque du corps; il n'y a pas non plus de lieu d'élection pour la sortie des résidus non assimilables. Au contraire, chez les Infusoires, deux orifices, la bouche pour l'entrée, l'anus pour la sortie, sont percés à travers la membrane.

Chez les Mésozoaires, rien n'existe qu'on puisse assimiler à un appareil de digestion. La digestion se fait par simple imbibition. Par contre chez les Métazoaires, à part quelques types dégradés (Cestodes, Acœles), il se constitue une cavité interne. communiquant avec l'extérieur soit par un, soit par deux orifices. et les cellules qui la tapissent s'adaptent au rôle spécial de transformer les substances alimentaires en liquides assimilables, et d'absorber ces derniers, qui se rendent de proche en proche, ou par l'intermédiaire du sang aux autres cellules de l'organisme.

La cavité digestive est donc un sac ou un tube, tapissé par un revêtement épithélial continu, dérivé à peu près en entier de l'endoderme. C'est ce revêtement qui est chargé du rôle actif dans la digestion. Ce rôle, on l'a déjà vu, est double : les aliments doivent être transformés par les sucs digestifs en substances assimilables ; ces dernières à leur tour doivent être absorbées. Ici encore la division du travail physiologique se montre comme la condition essentielle du perfectionnement. Au bas de la série, il est difficile de discerner les cellules sécrétantes des cellules absorbantes; les deux fonctions semblent confondues, et d'après les recherches de Metschnikoff et de Ray Lankester, la digestion ne diffèrerait guère de ce qui se passe chez les Protozoaires. Les cellules endodermiques émettent en effet des pseudopodes, qui vont au devant des particules alimentaires et les englobent dans leur protoplasma, où elles sont digérées. Chez les animaux plus élevés, les cellules glandulaires se localisent surtout dans la partie antérieure du tube digestif, tandis que les cellules absorbantes n'existent que dans la partie postérieure, où elles peuvent puiser les substances assimilables préparées par les glandes de la première partie.

Pour faciliter la transformation, il se constitue sur le trajet de l'appareil digestif une dilatation, l'*estomac*, où les aliments doivent séjourner quelque temps au contact des sucs digestifs. C'est là que s'effectue le premier travail, quelquefois la plus grande partie des réactions chimiques de la digestion.

Le tube digestif est alors formé d'une poche communiquant

avec l'extérieur par deux tubes, l'*œsophage* venant de la bouche, l'*intestin* allant à l'anus.

Les cellules glandulaires toutefois ne sont pas à beaucoup près localisées dans l'estomac, elles se réunissent par groupes, et constituent des *glandes*, les unes très petites, cachées dans la paroi intestinale, les autres volumineuses, constituant des organes spéciaux, organes appendiculaires du tube digestif.

Parmi ces dernières, les *glandes salivaires* débouchent près de l'orifice buccal, elles ont, indépendamment de leur rôle digestif, la fonction d'humecter les aliments dès leur entrée dans le canal alimentaire. D'autres se déversent dans l'estomac, d'autres enfin dans l'intestin. A l'origine de ce dernier, on trouve en général dans les types supérieurs deux glandes très volumineuses, le *foie* et le *pancréas*, tandis que chez les êtres moins élevés il n'y en a qu'une cumulant les rôles des deux précédentes.

Tant que l'animal est petit, ou ne possède qu'une activité vitale assez restreinte, il peut n'employer comme aliments que des matériaux suffisamment ténus pour pouvoir subir directement l'action des sucs digestifs. Mais dans les cas contraires il faut une quantité bien plus grande d'aliments ; ils sont alors pris en grandes masses, et doivent, pour être digérés facilement et rapidement, être préalablement réduits en fragments plus petits. Le plus souvent, les organes chargés de ce soin sont placés soit à l'orifice buccal lui-même (appareil masticateur des Oursins, des Arthropodes, bec des Oiseaux, etc.), soit au début de la cavité digestive, non loin de la bouche (mâchoires et radula des Mollusques, armature pharyngienne des Vers, dents des Vertébrés). Il se forme alors, à l'entrée du tube digestif, une cavité plus large, la cavité buccale, où s'opère la *mastication* ; c'est là qu'aboutissent en général les canaux des glandes salivaires, dont le produit, en humectant la masse alimentaire, facilite sa trituration.

D'autres fois, l'appareil triturant est plus enfoncé dans l'intérieur et consiste dans la formation de dents chitineuses, ou d'un revêtement presque continu, solide, se développant sur les parois d'une poche musculaire, désignée sous le nom de *gésier*.

Quoi qu'il en soit, on voit que les organes masticateurs sont des formations secondaires, qui présentent dans la série animale d'importantes variations, et peuvent n'avoir, quand on passe d'un groupe à un autre, aucune homologie morphologique.

V. Appareil respiratoire. — Chez les animaux inférieurs, la respiration s'effectue directement à travers les cellules tégumentaires. Cela est à peu près général chez les Phytozoaires qui n'ont pas de milieu intérieur et que l'eau pénètre de toutes parts.

Chez les Holothuries seules, et chez les Artiozoaires, se produit un milieu intérieur. Alors la respiration se fait en deux temps : échange de gaz entre le sang et l'extérieur, échange entre le sang et les tissus. Ce dernier s'effectue directement à travers les parois des vaisseaux ; il ne demande pas d'appareil spécial. Seul, l'échange mutuel entre le sang et le milieu ambiant nous intéresse ici ; lui seul nécessite parfois la présence d'organes spéciaux constituant l'*appareil respiratoire*.

Un appareil respiratoire est essentiellement constitué par une membrane, séparant le milieu ambiant chargé d'oxygène (air ou eau), du milieu intérieur, du sang. Celui-ci circule soit dans des vaisseaux, soit dans des lacunes, sur la face interne de la membrane, et les échanges gazeux se font par osmose à travers celle-ci. Dans les cas les plus simples, la respiration s'effectue simplement à travers la peau. C'est le seul mode de respiration qui existe chez les Copépodes, les Nématodes, les Plathelminthes, la plupart des Lombriciens et des Hirudinées, où le tégument est parcouru par un très grand nombre de vaisseaux capillaires. L'appareil respiratoire est alors *diffus*.

Un premier degré de perfectionnement consiste, conformément à la division du travail, dans la *localisation* de cette respiration cutanée. Des points spéciaux lui sont spécialement affectés. En ces points les tissus s'adaptent à la fonction ; les téguments s'amincissent et le renouvellement de l'eau à la surface respiratoire est plus complètement assuré. A cet effet, il se développe de nombreux cils vibratiles ; chez les Arthropodes où ces organites n'existent pas, c'est sur les pattes que se localise la respiration (pattes branchiales des Phyllopodes).

Enfin, à un plus haut degré de complication, il se forme des organes nouveaux adaptés, soit à la respiration dans l'eau, soit à la respiration dans l'air. Ce sont les *branchies* dans le premier cas, les *poumons* dans le second. Leur genèse est facile à comprendre. Les branchies ne sont que des portions tégumentaires dont la surface s'est considérablement développée pour permettre une intensité respiratoire plus grande. Elles constituent des parties saillantes en forme de lamelles, de filaments, de panaches, etc., qui flottent dans le liquide. Les téguments qui les recouvrent sont très délicats ; aussi très fréquemment ces organes sont-ils protégés par un repli cutané, qui s'étend au-dessus d'eux et forme une cavité, où les branchies sont renfermées : c'est le cas des Décapodes, des Mollusques, etc.

Chez les Poissons, les branchies sont disposéessur les bords de fentes pratiquées dans la paroi du pharynx. L'eau avalée par la

bouche s'échappe par les fentes, et baigne les branchies, à l'intérieur desquelles le sang circule abondamment. Une disposition analogue existe chez les Tuniciers et le *Balanoglossus*.

Lorsque l'animal aquatique est retiré de son élément naturel, il semblerait que la respiration dût s'effectuer avec plus d'intensité, dans l'air plus riche en oxygène. Il n'en est rien en général ; les animaux meurent très rapidement.

Il faut voir la raison de cet étrange phénomène dans la dessiccation rapide de ces parties saillantes, qui arrête l'osmose, et aussi dans le fait que les filaments qui les composent s'appliquent l'un sur l'autre, en une masse dont la surface externe seule reçoit le contact de l'air.

Il n'est pas rare toutefois de voir des animaux pourvus de branchies et par suite essentiellement aquatiques (Cloporte, Décapodes, nombreux Mollusques, Poissons) vivre quelque temps, constamment même dans l'air. Mais il faut pour cela que leurs branchies soient maintenues toujours humides.

Les surfaces de respiration aérienne doivent en effet être préservées de la dessiccation, et maintenues constamment écartées les unes des autres. C'est la condition toujours réalisée par les *poumons*, qui constituent partout des poches, à l'intérieur desquelles l'air pénètre, tandis que le sang circule dans leurs parois.

La cavité où les branchies étaient enfermées est tout naturellement organisée pour servir de poumon. Nous la voyons employée en effet comme telle chez les Pulmonés, chez le Cyclostome, et chez quelques Crustacés, où la branchie a disparu.

Il en est de même chez beaucoup de Décapodes et chez plusieurs Poissons (*Anabas*, *Saccobranchus*), qui peuvent sortir de l'eau, ne plus faire usage de leurs branchies et respirer l'air en nature à travers les parois de la cavité branchiale. Des dispositions spéciales favorisent fréquemment cette adaptation.

Le plus souvent, au contraire, des organes de nouvelle formation apparaissent, qui sont empruntés en général à la muqueuse digestive. Les poumons des Vertébrés aériens ne sont que des poches formées aux dépens de l'œsophage. Les Holothuries possèdent aussi un poumon, dépendant de l'intestin terminal ; mais, exception remarquable, il sert à la respiration aquatique.

Chez la plupart des Arthropodes aériens, les poumons sont remplacés par un appareil respiratoire d'une autre espèce, le *système trachéen*. Les *trachées* sont des tubes cylindriques, maintenus ouverts par un épaississement spiralé de leur paroi, qui se ramifient dans tout le corps. Elles communiquent avec l'extérieur par des orifices, les *stigmates*, et apportent l'air à tous

les organes, qu'elles entourent d'un réseau extrêmement fin.

L'appel de l'air à l'intérieur des appareils de respiration aérienne ne peut se faire comme dans les branchies par un mouvement ciliaire. Il se fait le plus souvent par la contraction rythmique des muscles du corps, qui dilate et rétrécit alternativement la portion de la cavité générale où sont plongés les poches ou les canaux aériens; ceux-ci participent dès lors aux mêmes mouvements; ils se remplissent ou se vident d'air.

La respiration aérienne peut coexister avec la respiration aquatique. C'est le cas des Dipneustes, des Pérennibranches, où deux organes distincts remplissent cette double fonction. Il ne faut pas confondre cet important cumul physiologique, avec le cas des animaux amphibies, qui ne respirent l'air qu'en nature, mais peuvent cependant rester longtemps plongés dans l'eau, en empêchant celle-ci d'envahir la cavité pulmonaire (Mollusques Pulmonés, Batraciens, Cétacés, Pinnipèdes). Ce résultat est simplement atteint grâce à une modification sans importance, soit dans l'activité respiratoire, soit dans la capacité des poches pulmonaires, etc.

Enfin la respiration cutanée persiste toujours dans des limites plus ou moins importantes; dans quelques cas (Batraciens), elle contribue très notablement à la respiration, et peut à elle seule y suffire quelque temps.

VI. Appareil d'excrétion. — Les organes d'excrétion ou *reins* sont déjà représentés chez les Protozoaires par la vacuole pulsatile, chargée de rejeter au dehors par ses contractions les produits de désassimilation.

On ne les retrouve pas à l'état d'organes différenciés chez les Phytozoaires. Il en existe au contraire toujours chez les Artiozaires. Ce sont chez les Arthropodes des vaisseaux terminés en cœcum, qui débouchent dans le tube digestif (*tubes de Malpighi*) ou directement à l'extérieur (*glande du test*, *glande verte*).

Dans toute la série des Néphridiés, les reins sont tout à fait arrivés à l'état d'organes autonomes. Ils présentent dans tout le groupe une grande homogénéité. Ce sont des tubes plus ou moins compliqués et ramifiés qui, d'une part, s'ouvrent par des entonnoirs ciliés (*néphrostomes*) dans la cavité générale, ou au milieu des cellules du parenchyme qui l'oblitère, tandis qu'ils débouchent d'autre part à l'extérieur.

Des modifications profondes peuvent d'ailleurs se manifester, et changer tout à fait la forme de l'organe, sans modifier ses connexions. L'*organe de Bojanus* des Mollusques, vaste poche à parois sécrétantes, communique encore avec la cavité générale,

ou avec le péricarde qui la représente, et est nettement homologue aux néphridies des Vers, dont la forme est si différente. Chez les Annélides, il existe par segment une paire de néphridies, chacune avec son néphrostome et son pore interne particuliers. Au contraire dans les embryons de Vertébrés, les néphridies de chaque segment, munies d'un néphrostome spécial, débouchent dans deux tubes longitudinaux communs qui se terminent dans le cloaque.

Ces organes semblent originellement destinés à rejeter au dehors les produits de désassimilation qui se seraient rassemblés dans la cavité générale. Ce ne seraient à ce point de vue que des canaux vecteurs. Mais ils peuvent aussi, dans certains cas, jouer un rôle sécréteur par eux-mêmes. Une grosse glande se rencontre souvent chez les Vers annelés, sur le trajet du tube néphridien. Chez les Mollusques, elle acquiert un développement énorme. Chez les Vertébrés enfin, le tube urinifère porte une petite ampoule, contenant un peloton de vaisseaux sanguins (*glomérule de Malpighi*); l'urine filtre en quelque sorte à travers les parois de ces vaisseaux, et tombe dans le tube néphridien. Il n'y a cependant pas filtration réelle : les cellules qui constituent les parois de l'ampoule ont, en effet, la propriété de faire un choix des substances contenues dans le sang du glomérule. Ce sont elles qui en extraient les matières de déchet, et les sécrètent ensuite dans le tube urinaire. Chez les Vertébrés adultes, cette dernière fonction persiste seule. Le rein ne communique plus avec la cavité générale. Il fonctionne comme une glande ordinaire.

Outre les reins, il existe bien d'autres organes d'excrétion. Certaines cellules, placées à l'intérieur du corps, ont la propriété de s'incorporer des substances qui y restent emmagasinées, et en débarrassent ainsi l'organisme. C'est à cet ordre de faits qu'il faut rattacher le dépôt de graisse dans les cellules adipeuses. A la vérité, la graisse déposée peut à un moment de disette de l'organisme être utilisée par lui; mais il est bien clair que c'est souvent aussi un simple phénomène d'excrétion, se manifestant surtout quand les fonctions de nutrition sont mal équilibrées.

Les cellules du revêtement extérieur, et celles du tube digestif, étant en communication avec le milieu ambiant, peuvent, elles surtout, jouer un rôle important dans l'excrétion. C'est ce qui arrive, en effet, chez la plupart des Phytozoaires, dans les glandes unicellulaires si fréquentes dans les téguments des Arthropodes, dans les cellules muqueuses des Mollusques, dans les glandes sudoripares des Mammifères, etc.

Il arrive souvent que ces matières d'excrétion sont utili-

sées pour un rôle accessoire; telles la production de la sueur, qui assouplit, protège et rafraîchit la peau, les glandes accessoires des organes génitaux, qui fonctionnent comme glandes nidamentaires ou lubrifiantes, les mamelles, les glandes sébacées, les glandes lacrymales, etc., dont le rôle est bien connu, et une foule d'autres qui seront étudiées plus tard.

VII. Appareil circulatoire. — L'appareil circulatoire, nous l'avons déjà indiqué, n'est pas un appareil fondamental et primordial qu'on retrouve dans tout être vivant. Il a pour rôle essentiel de mettre en relation, au point de vue des échanges de gaz ou de liquides, les éléments anatomiques d'un organisme, et de permettre ainsi la division du travail, en ce qui concerne les fonctions de nutrition, préparées par les appareils spéciaux. Il apporte aux organes profondément situés, les aliments et l'oxygène, les débarrasse de l'acide carbonique et des matières de désassimilation. Il n'a par suite de raison d'être que dans les organismes formés d'un grand nombre de cellules, dont la plupart ne sauraient être en relation directe avec le milieu ambiant. Aussi n'existe-t-il en aucune façon ni chez les Protozoaires, ni chez les Mésozoaires.

Chez les Spongiaires, dont le corps a souvent des dimensions considérables, le besoin de circulation commence à se faire sentir. Le corps est creusé d'un réseau compliqué de canaux, où l'eau ambiante circule constamment, apportant partout avec elle l'oxygène et la nourriture. C'est là en réalité un véritable appareil circulatoire; mais comme il est ouvert de toutes parts et n'est qu'une dépendance du milieu extérieur, pour le distinguer de l'appareil circulatoire des Vertébrés, qui renferme du sang et non de l'eau, on lui donne le nom d'*appareil aquifère*.

Chez les Cœlentérés, il s'est déjà constitué une cavité digestive, où se fabriquent les substances assimilables. Celles-ci, mélangées à l'eau chargée d'oxygène, sont portées dans les diverses parties du corps, par des canaux dépendant de la cavité digestive, qui envoie ainsi des diverticules de tous côtés. D'autres canaux dépendant aussi de l'appareil digestif mettent en relation les uns avec les autres les divers individus d'une colonie.

C'est là une forme nouvelle d'appareil circulatoire, qui n'est pas sans analogie avec l'appareil aquifère des Spongiaires, puisqu'il est en relation directe avec l'extérieur, et est rempli surtout par l'eau ambiante. Toutefois cet appareil s'ouvre à l'extérieur par un seul point, la bouche, et ses rapports avec un appareil digestif marquent un degré plus élevé de différenciation. Cette forme nouvelle porte le nom d'*appareil gastro-vasculaire*.

La disposition se complique chez les Échinodermes. Trois appareils y seront décrits, qui servent les uns et les autres au transport de liquides d'un endroit à l'autre du corps.

Ce sont : 1° un *appareil ambulacraire*, qui est, au moins originellement, en relation avec le milieu ambiant. Chez les Crinoïdes, il communique avec lui, par une multitude d'orifices, disposition qui permet de comparer jusqu'à un certain point cet appareil à l'appareil aquifère des Éponges. Chez les autres Échinodermes, il n'existe plus qu'un *canal hydrophore*, s'ouvrant à l'extérieur par de petits orifices localisés sur la plaque madréporique. Enfin chez les Holothurides, la plaque madréporique perd toute relation avec l'extérieur, et le canal hydrophore ne communique plus qu'avec la cavité générale. On est mal fixé sur le rôle de cet appareil; on s'accorde toutefois à lui donner un rôle respiratoire, indépendamment de son rôle spécial dans la locomotion, dont nous parlerons plus tard.

2° La cavité générale elle-même est remplie d'un liquide particulier, où nagent des corpuscules amiboïdes. Ce cœlome envoie des diverticules qui accompagnent partout les vaisseaux ambulacraires, et ont été nommés pour cette raison *cavités sous-ambulacraires*. Successivement en contact avec les parois digestives et avec les vaisseaux ambulacraires, le liquide de la cavité générale remplit physiologiquement, au moins en partie, le rôle du sang. Aussi est-ce cet ensemble de cavités, que l'on pourrait avec le plus de raison comparer à l'appareil circulatoire des Artiozoaires. Il importe toutefois de rappeler que chez les Annélides la cavité générale est aussi remplie de liquide, et qu'il n'en existe pas moins simultanément un appareil circulatoire différencié, qui n'a pas d'homologue chez les Échinodermes.

3° Chez les Crinoïdes, les Holothurides et la plupart des Échinides, un troisième système de canaux a pour origine un réseau vasculaire, qui couvre l'intestin et conduit directement les substances assimilables aux organes les plus importants. C'est l'*appareil absorbant*.

Chez les Artiozoaires, la cavité générale est close, et sans communication directe avec l'extérieur. La nécessité d'un liquide établissant des relations entre les divers éléments anatomiques d'une part, le tube digestif et l'appareil respiratoire de l'autre, est donc absolue. Chez tous en effet, il existe un liquide chargé de ce rôle. Il est souvent coloré et renferme toujours des cellules nageant dans son sein.

Dans les types inférieurs, ce liquide emplit toute la cavité générale, et est mis en mouvement soit par des cils vibra-

tiles (Rotifères, Bryozoaires, quelques Annélides), soit par les contractions des muscles du corps (Crustacés inférieurs, Cirripèdes, Acariens). Les espèces parasites, dont l'activité vitale est très restreinte, ou qui vivent directement plongés dans les sucs nourriciers, sont aussi dépourvus d'appareil circulatoire proprement dit.

Lorsque les organes deviennent plus volumineux, ils remplissent la cavité générale, et comme ils sont unis entre eux par du tissu conjonctif, l'espace laissé au liquide cœlomique se restreint beaucoup ; il finit par se réduire à des *lacunes* interorganiques, ressemblant au premier abord à des canaux, mais dépourvues de parois propres; la circulation s'y fait avec une régularité de plus en plus grande. Bientôt, le tissu conjonctif qui limite ces voies circulatoires se différencie, et finit par constituer une paroi propre. La lacune est devenue *vaisseau*.

Chez les Arthropodes, l'endiguement des voies sanguines est toujours restreint. Les vrais vaisseaux, sauf dans quelques types (Limule, Scorpion, Décapodes) sont très peu abondants. Ils se déversent vite dans la cavité générale, qui constitue toujours la plus grande portion de l'appareil circulatoire.

La même disposition lacunaire s'observe chez les Mollusques et un grand nombre de Vers. Dans tous ces types, il n'y pas de distinction à faire entre le liquide de la cavité générale et le sang.

Il n'en est plus de même chez les Chétopodes. Il existe deux liquides : l'un remplit la cavité générale ; il est incolore, et renferme des corpuscules amiboïdes : c'est la *lymphe*. L'autre est contenu à l'intérieur d'un appareil absolument clos, et formé de vaisseaux allant dans toutes les parties du corps. C'est le *sang*, incolore, vert, jaune, le plus souvent rouge.

Cette même distinction existe chez les Vertébrés ; le sang est contenu dans un appareil circulatoire absolument clos.

La cavité générale primitive a disparu presque complètement. A sa place se sont disposées les cavités des membranes séreuses (péricarde, plèvre, péritoine). La lymphe se retrouve cependant encore. Mais elle aussi se meut dans des vaisseaux bien endigués. Leur ensemble forme l'*appareil lymphatique*, qui communique avec les cavités séreuses, et finit par déboucher dans l'appareil circulatoire sanguin.

Le sang se meut, en général, toujours dans le même sens à l'intérieur de l'appareil circulatoire.

Les Tuniciers font seuls exception à cette règle, le courant allant alternativement dans un sens ou dans l'autre.

Dans les types élevés, les contractions du corps ou les battements de cils vibratiles ne suffisent plus à mettre le sang en mouvement. Pour y suppléer, il se forme en des points variables de l'appareil circulatoire des dilatations à parois musculaires, dont la contraction chasse le sang dans les conduits sanguins. Ces dilatations sont des *cœurs*.

Dans les cas de moindre différenciation, ces organes propulseurs peuvent être nombreux et épars en divers points de l'appareil circulatoire; ils ne se distinguent des vaisseaux que par le développement de l'appareil musculaire qui les fait apparaître légèrement renflés. En général cependant, il n'en existe qu'un, à musculature très puissante. Tantôt ce cœur unique est constitué par une poche courte et renflée ; tantôt au contraire, il s'étend sur une grande longueur du corps de l'animal, et se divise alors en chambres successives, correspondant aux divers segments du corps (vaisseau dorsal des Insectes, des Annélides).

Très fréquemment, avant d'arriver au cœur, le sang se rassemble dans une dilatation peu musculaire, sorte de réservoir qui sert de vestibule au cœur proprement dit. Ce dernier porte alors le nom de *ventricule*, le réservoir celui d'*oreillette*. L'oreillette est en général placée à côté du ventricule, et lui est réunie par un court canal. Mais chez les Arthropodes, elle entoure complètement le ventricule, et on lui donne improprement le nom de *péricarde*.

On peut dans tous les cas représenter schématiquement le trajet du sang par un chemin circulaire, en un point duquel se trouve l'organe propulseur. En un autre point du trajet, se trouve l'appareil respiratoire. Deux cas peuvent se présenter :

1° Le sang qui vient des tissus traverse l'organe de la respiration avant d'arriver au cœur. Ce dernier ne renferme alors que du sang oxygéné (Mollusques, Arthropodes);

2° Le sang ne va à l'appareil respiratoire qu'à sa sortie du cœur; il est alors chargé, dans le cœur, d'acide carbonique (Poissons).

Chez les Vertébrés aériens, la complication devient plus grande ; le cœur renferme à la fois du sang chargé d'oxygène, et du sang chargé d'acide carbonique, et il lance un double courant, l'un allant au poumon, l'autre se rendant directement aux viscères.

La disposition la plus parfaite est celle des Oiseaux et des Mammifères, où il existe en réalité deux cœurs unis en un seul ; le cœur droit lance le sang dans les poumons, le cœur gauche l'envoie aux diverses parties du corps. Cette disposition est bien

connue des lecteurs grâce à l'étude de l'homme. Nous y reviendrons d'ailleurs plus tard.

VIII. Organes de la sensibilité. — Le protoplasma subit très évidemment l'influence des phénomènes extérieurs. Les êtres les plus simples sont sensibles à l'action de la lumière, aux modifications de l'eau où ils se meuvent. Sous les influences extérieures, ils sont susceptibles de mouvement; cette possibilité de réagir ainsi est l'*irritabilité*. Chez les Protozoaires et la plupart des Spongiaires, l'irritabilité est une propriété fondamentale de l'élément anatomique; toutes les cellules ont à peu près les mêmes relations *directes* avec le milieu ambiant.

A partir de quelques Spongiaires et des Cœlentérés, une remarquable division du travail s'établit. Certains éléments s'adaptent plus particulièrement à percevoir les phénomènes qui se passent dans le milieu ambiant. Leurs facultés se développent et s'affinent, et ce qui était primitivement irritabilité devient la *sensibilité*.

Au développement des cellules sensorielles, est lié d'une façon indissoluble le développement d'un *système nerveux*. L'*impression* produite sur la cellule sensible est transmise par un filet conducteur à d'autres cellules musculaires, glandulaires, capables en un mot de réagir sous l'impulsion qui lui est ainsi communiquée.

Le filet peut se rendre directement de l'élément récepteur à l'élément irritable; mais en général, une ou plusieurs cellules sont interposées entre ces éléments, et servent de relais à la transmission.

Les filets conducteurs sont les *fibres nerveuses*, qui par leur réunion forment les *nerfs*; les cellules de relai et celles où l'impression donne naissance à la réaction sont les *cellules nerveuses*. L'ensemble de ces cellules et des nerfs forme le système nerveux.

L'appareil de la sensibilité se divise dès lors en deux séries d'organes :

1° Les organes sensoriels.

2° Le système nerveux.

1° *Organes sensoriels*. — Les impressions qui affectent nos sens ont été depuis longtemps classées en cinq groupes, dont chacun correspond à l'exercice d'un sens particulier. Les cinq sens généralement admis sont la vue, l'ouïe, l'odorat, le goût et le toucher.

Mais cette classification laisse beaucoup à désirer. Si les impressions visuelles et auditives se distinguent assez nettement,

il n'en est pas de même des autres, qui se confondent souvent les unes avec les autres, particulièrement quand on s'adresse aux animaux inférieurs. Il n'y a aucune solution de continuité entre elles. Aussi a-t-on souvent proposé de les réunir sous le nom de « sens inférieurs »; cette dénomination a en outre l'avantage de ne pas préciser la nature des impressions fournies; rien ne prouve en effet que les animaux inférieurs ne soient pas capables d'apprécier des phénomènes qui nous échappent, et qui ne sauraient dès lors rentrer dans la classification qui est généralement adoptée.

Ces *sens inférieurs* s'exercent en général par des cellules qui font partie du revêtement extérieur. Elles sont mêlées aux cellules épithéliales et n'en diffèrent quelquefois que par leurs connexions avec les filets nerveux sous-jacents. Ce sont des *cellules neuro-épithéliales* (fig. 11, A). En général elles affectent plutôt la forme de bâtonnets.

Dans les types élevés, ces cellules s'associent de façon à former des *corpuscules*, qui méritent alors réellement le nom d'organes sensoriels, et qui sont en particulier réalisés chez les Vertébrés.

En même temps, la différenciation s'accentue entre les organes, dont le rôle se spécialise de plus en plus, et qui se localisent en certains points d'élection : les organes gustatifs au voisinage de la bouche, les corpuscules tactiles sur des organes saillants mobiles, qui peuvent aller prendre connaissance des objets extérieurs, à une distance assez éloignée du corps proprement dit (tentacules, antennes, palpes, cirres, mains, etc.).

L'*organe de l'ouïe* se présente sous plusieurs formes. Dans le cas le plus simple, il est formé par une vésicule close, l'*otocyste*, remplie d'un liquide, l'*endolymphe*. A l'intérieur se trouve une ou plusieurs concrétions calcaires, les *otolithes*. Celles-ci vibrent sous l'action des ondes sonores, et viennent frapper les cils terminaux des cellules acoustiques qui tapissent l'otocyste, et qui sont en continuité avec le nerf auditif. Dans certains cas (quelques Mollusques, Crustacés, Décapodes), l'*otocyste* s'ouvre à l'extérieur, et les otolithes sont remplacés par de petits grains de sable.

L'oreille des Vertébrés se rattache à ce type, mais elle est remarquable par sa forme compliquée, et par les organes qui condensent et renforcent les sons, et permettent d'analyser les diverses sortes de vibrations.

Un autre type fort différent d'organes auditifs se rencontre chez les Arthropodes. Ce sont des poils rigides, qui vibrent comme des verges sous l'action des ondes sonores, et influencent par leurs mouvements le filament nerveux qui les pénètre.

Les *organes de la vision*, également très répandus, présentent les degrés les plus divers de perfectionnement. A l'état le plus simple, ce sont de simples taches pigmentaires, formées par des amas de cellules nerveuses, ou même de substance protoplasmique, imprégnée de pigment. Ces yeux, qui se rencontrent déjà chez certains Protozoaires, doivent seulement permettre à l'animal de distinguer la lumière de l'obscurité, sans lui révéler les images des objets extérieurs.

Un organe visuel complet, susceptible de donner une notion exacte de la forme des objets, est composé de deux parties :

1° Un appareil dioptrique, souvent fort compliqué et formé de plusieurs organes (cornée, corps vitré, cristallin, etc.) mais dont l'effet résultant est toujours celui d'une lentille convergente. Il donne une image nette des objets extérieurs sur un écran placé derrière lui.

2° Une membrane servant d'écran, formée par les terminaisons du nerf optique, qui affectent des formes spéciales connues sous le nom de *bâtonnets* et de *cônes*. Leur ensemble est la *rétine*. Cette rétine est le plus souvent imprégnée aussi de pigment. Cette fréquence du pigment a donné à penser qu'il jouait un rôle important dans la vision. On a émis l'hypothèse, fortifiée par la découverte du *pourpre rétinien*, que le pigment était décomposé par la lumière, et que l'action chimique ainsi produite impressionnait les bâtonnets. Mais rien n'est bien prouvé à cet égard.

Outre le pigment rétinien, l'œil est souvent entouré d'un autre pigment noir, dont le rôle est d'absorber les rayons lumineux inutiles, qui pourraient nuire à la netteté de l'image.

2° *Système nerveux*. — Le développement du système nerveux est intimement lié à celui des éléments sensoriels. Chez les Protozoaires et les Mésozoaires, chaque cellule agit pour son propre compte sans être influencée par ses voisines.

Tous les éléments sont également irritables; tous sont impressionnés par les phénomènes extérieurs et peuvent réagir sous l'action de cette impression.

Peut-être doit-on considérer comme le premier stade de la formation de l'élément nerveux les *myoblastes* des Hydraires (fig. 13 A). Une partie de la cellule est mêlée aux cellules épithéliales ordinaires, tandis que la partie profonde est transformée en fibre musculaire. La première perçoit l'impression et la transmet à la portion musculaire. Il y a, semble-t-il, conduction nerveuse dans l'intérieur d'une même cellule, et c'est à ce titre que Kleinenberg avait donné à ces cellules le nom

de *cellules neuro-musculaires*, injustement critiqué à notre avis.

Le premier perfectionnement qui se manifeste est la séparation de la cellule épithéliale et de la fibre musculaire. Elles constituent deux éléments indépendants; mais la première présente un long prolongement qui la relie directement à la seconde. Ce prolongement mérite déjà le nom de *fibre nerveuse*, et le circuit nerveux, qu'on désigne quelquefois sous le nom d'*arc diastaltique*, se compose de trois éléments : une cellule sensorielle épithéliale, un filet conducteur, et un élément capable de réagir.

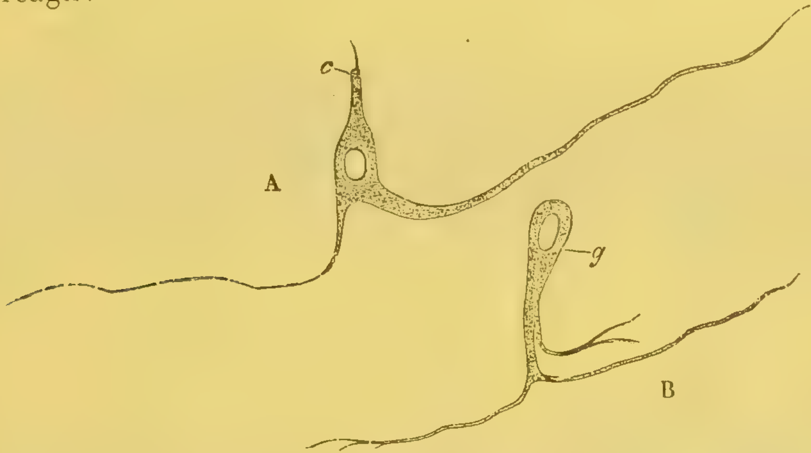


Fig. 11. — Cellules isolées de l'anneau nerveux supérieur de *Carmarina hastata*. — A, cellule sensorielle neuro-épithéliale; *c*, poil sensoriel. — B, cellule de transition entre une cellule neuro-épithéliale et une cellule ganglionnaire (O. et R. Hertwig).

Dans l'immense majorité des cas, l'arc diastaltique est plus complexe encore.

Le filet nerveux émanant de la cellule sensorielle aboutit à une cellule nerveuse, et c'est un autre filet qui relie celle-ci à l'élément musculaire. Plusieurs cellules nerveuses peuvent même être ainsi interposées. Chacune d'elles semble *réfléchir* l'excitation. De là le nom d'*acte réflexe* qui a été donné à cet acte physiologique.

C'est chez les Spongiaires et chez les Cœlentérés, qu'on voit avec netteté la division du travail s'accomplir de la sorte, et qu'on peut apprécier tous les passages entre les cellules neuro-épithéliales et les cellules ganglionnaires proprement dites (fig. 11). A partir de ce groupe le système va en différenciant ses éléments, et on peut en suivre les diverses étapes, en s'élevant dans l'échelle animale.

Chez la plupart des Cœlentérés et chez les Echinodermes, les cellules et les fibres nerveuses existent déjà les unes et les

autres. Mais elles sont mélangées et constituent des rubans d'où les filets nerveux se détachent, pour aller soit aux cellules sensorielles de l'épithélium, soit aux rubans musculaires.

Le même mélange de fibres et de cellules se retrouve à des degrés divers chez les représentants les moins élevés de chaque groupe. La séparation est au contraire complète dans les types perfectionnés; les fibres nerveuses s'unissent entre elles pour former des *nerfs;* les cellules s'assemblent de leur côté pour former des *ganglions.*

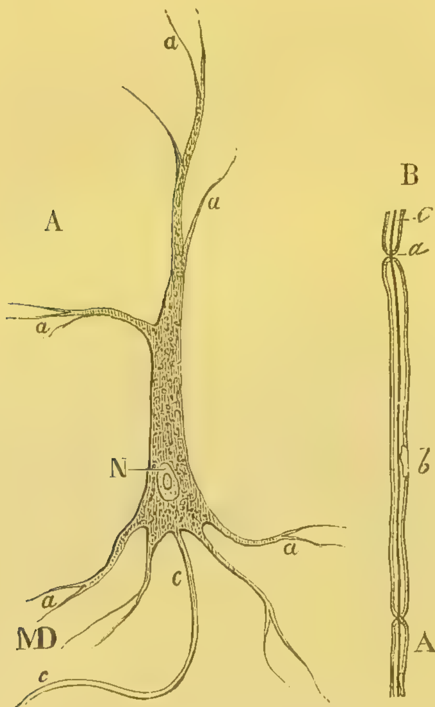


Fig. 12. — A. Cellule multipolaire de la substance grise corticale du cerveau de l'homme : N, noyau; *a*, *a*, *a*, prolongements ramifiés ; *c*, prolongement de Deiters.
B. Fibre nerveuse, vue à un faible grossissement : *a*, étranglement annulaire ; *b*, noyau de la gaîne de Schwann ; *c*, cylindre axe. (La myéline est représentée en blanc, la gaîne de Schwann par une couche légèrement ombrée.)

Les cellules nerveuses se distinguent parfois difficilement des cellules conjonctives. Dans leur forme typique, elles sont étoilées, munies de prolongements qui peuvent être très nombreux (cellules multipolaires) ou se réduire à l'unité (cellules unipolaires). Le noyau en est relativement considérable, quelquefois remplissant presque toute la cellule.

Les fibres nerveuses sont bien plus complexes. Étudions-les d'abord chez les Invertébrés. On y distingue une série de cylindres assez courts disposés suivant la longueur du filet nerveux, et irrégulièrement juxtaposés. On admet que ces cylindres (*tubes nerveux* de Nansen) sont formés de paraplasma. Ils sont séparés par de minces couches de spongioplasma ; cette dernière substance forme aussi sur tout le pourtour de la fibre un revêtement protoplasmique continu, qu'on a longtemps considéré comme conjonctif. De distance en distance, des noyaux se montrent dans ce protoplasma pariétal. Ils attestent la présence de plusieurs cellules, et montrent que la fibre est en réalité formée de cellules placées bout à bout et fusionnées ensemble. Une section transversale du nerf montrerait une sorte de

carrelage polygonal résultant de la section des cylindres nerveux, séparés par le réseau du spongioplasma.

Les fibres vont en se divisant, le nombre des cylindres nerveux sur une section transversale diminuant de plus en plus, et lorsqu'il n'existe plus qu'un seul tube sur la section, la fibre ainsi réduite aboutit soit à une cellule neuro-épithéliale, soit à un ganglion. Les relations avec les cellules nerveuses de ce dernier semblent, quoi qu'on en ait dit, se faire indirectement. La fibre aboutit non pas à une cellule, mais à un îlot de substance spéciale, qu'on désigne sous le nom de *substance réticulée de Leydig.* Vue en coupe, elle montre un réticulum très délicat de spongioplasma tenant entre ses mailles à peu près isodiamétriques des portions de paraplasma. On peut dire qu'elle a en somme la structure d'un nerf, dont les tubes nerveux seraient très courts. C'est à cette substance qu'aboutissent les fibres nerveuses ; c'est à elle aussi qu'arrivent les prolongements des cellules nerveuses, et elle sert de trait d'union entre ces diverses parties. Dans un ganglion, les cellules nerveuses se trouvent à la périphérie ; le centre est occupé par la substance réticulée.

Les fibres du système cérébro-spinal des Vertébrés présentent une forme assez différente ; ce sont les *fibres à myéline.* Le centre est ici seul nerveux. C'est le *cylindre-axe*, continu d'une extrémité à l'autre de la fibre, et présentant des renflements biconiques régulièrement distants d'un millimètre. Autour du cylindre-axe, se trouve un manchon d'une substance grasse phosphorée, la *myéline,* recouverte elle-même par une enveloppe protoplasmique, la *gaine de Schwann.* Celle-ci au niveau des renflements biconiques offre un étranglement (fig. 12 B, *a*). Le nerf semble ainsi divisé en articles, dont chacun renferme un noyau. En réalité, chaque segment à myéline doit être comparé à une cellule conjonctive en forme de manchon, dont l'axe creux est traversé par le cylindre-axe. La myéline est sécrétée à l'intérieur de la cellule, comme la graisse dans une cellule adipeuse. Elle isole et protège le nerf. Elle manque au niveau des étranglements. C'est par ces points seuls que les sucs nutritifs peuvent pénétrer jusqu'au cylindre-axe.

D'autres fibres, connues sous le nom de *fibres de Remak*, existent chez les Vertébrés ; elles ne possèdent pas de myéline, mais à part ce détail elles sont identiques à des fibres à myéline, réduites au cylindre et à la gaine de Schwann.

L'union des fibres et des cellules nerveuses chez les Vertébrés se fait directement. Parmi les prolongements des cellules nerveuses, il en existe un, le prolongement de Deiters, qui se distingue de tous les autres par sa struc-

ture, et qui n'est autre chose qu'un cylindre-axe. Les autres prolongements vont se perdre en un reticulum, à l'intérieur d'une substance qui n'est pas sans analogie avec la substance réticulée de Leydig, et qu'on nomme la *substance grise*. Elle sert de trait d'union entre les diverses cellules; mais celles-ci ne semblent pas en relation directe, comme on l'a cru longtemps. Dans la substance grise se trouve également inclus un tissu particulier, de nature nerveuse, la *névroglie*. Il est formé de petites cellules dont les nombreux prolongements — on les a nommées *cellules araignées* — vont également se résoudre en un reticulum au sein de la substance grise (1).

IX. ORGANES DU MOUVEMENT. — L'une des propriétés essentielles du protoplasma est la *contractilité*, et dans les groupes inférieurs, toutes les cellules la possèdent au même degré; mais à partir des Cœlentérés, la contractilité est particulièrement dévolue à certaines cellules, les *cellules musculaires*. Chez les Cœlentérés, où le mésoderme n'existe qu'à l'état rudimentaire, la spécialisation

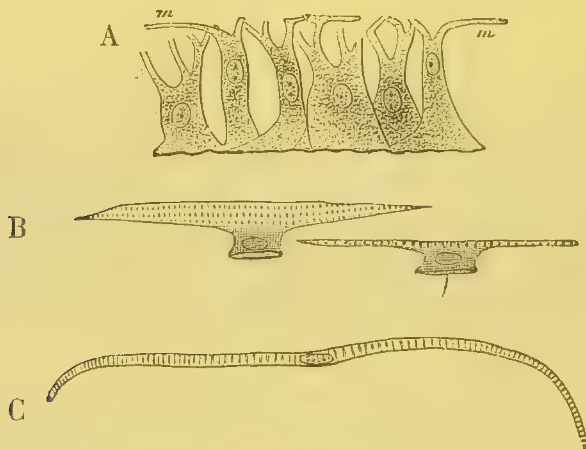


Fig. 13. — Cellules musculaires. — A. Cellules myo-épithéliales de l'Hydre : *m*, fibres contractiles (KLEINENBERG). — B. Cellules myo-épithéliales de la base d'un tentacule de *Lizzia Köllikeri*. — C. Cellule musculaire des fibres circulaires de la sous-ombrelle (O. et R. HERTWIG).

n'est pas complète; l'élément musculaire dépend de cellules épithéliales; on en voit, au milieu des cellules de revêtement ordinaires, qui présentent à leur base un prolongement musculaire, perpendiculaire à leur direction générale (fig. 13, A et B). Ce sont les cellules *myo-épithéliales* découvertes par Kleinenberg, et dont nous avons parlé plus haut. Ailleurs la portion épithéliale diminue, et finalement elle se réduit au noyau. On a alors une *fibre musculaire* véritable (fig. 13 C).

Chez les animaux plus élevés, les cellules musculaires dérivent directement des cellules mésodermiques. Elles se fusionnent bout à bout, et une fibre musculaire se compose en réalité d'une

(1) Pour plus de détails sur la structure des nerfs chez les Vertébrés, voir TESTUT, *Traité d'anatomie humaine*, t. II, 1891, p. 300 et 656.

série de cellules intimement unies, dont les noyaux seuls révèlent l'individualité.

Bien que les descriptions d'histologie pure ne rentrent pas dans le cadre de cet ouvrage, il importe pour la clarté générale

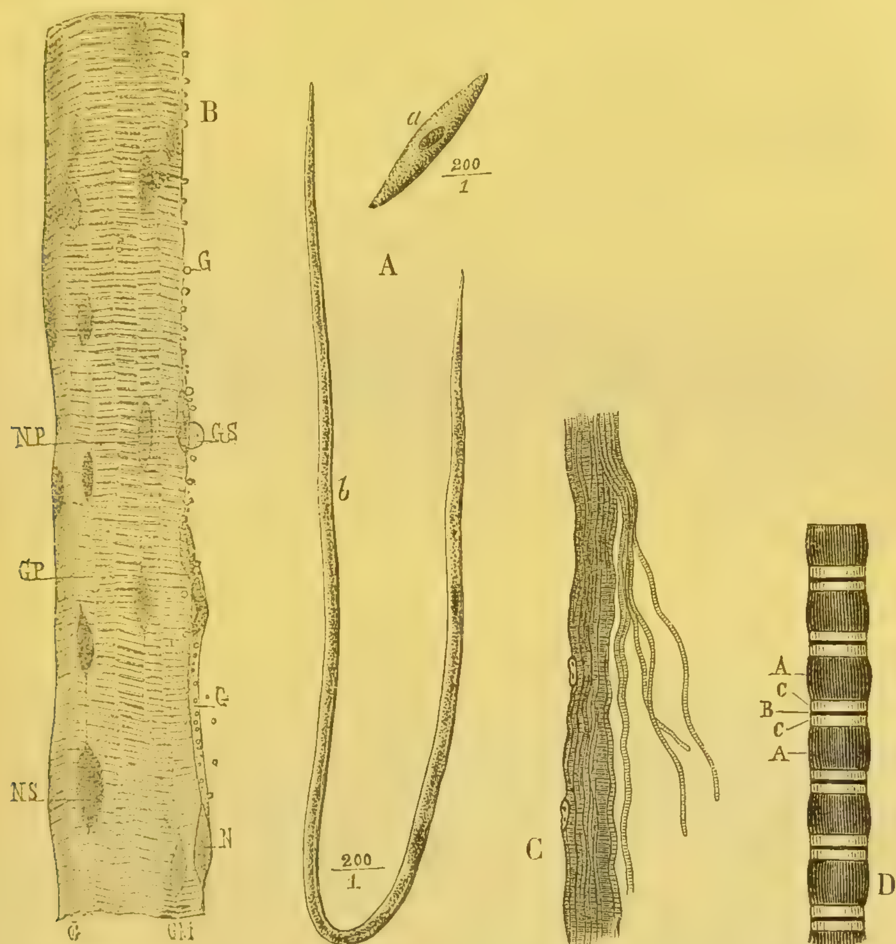


Fig. 14. — Éléments du tissu musculaire. — A. Fibre musculaire lisse. — B. Fibre d'un muscle de Lapin fixé tendu palpitant : NS, noyaux superficiels ; NP, noyaux profonds ; N, noyau placé sous le sarcolemme et vu de profil ; GS, goutte de paraplasma, exprimé par la contraction due à l'alcool ; G, G, granulations protoplasmiques, isolées de la même façon (Renault). — C, fibre musculaire d'Hydrophile, dissociée partiellement. — D, fibrille musculaire de l'Hydrophile : A, disque obscur ; B, disque mince ; C, disque clair. Gr. 1000.

de l'exposition de rappeler qu'il existe deux sortes de fibres musculaires :

1° Les *fibres lisses*, se trouvant ordinairement chez les Cténophores, les Alcyonnaires, les Échinodermes, les Vers, les Mollusques, et dans les muscles des Vertébrés qui sont en rapport avec les organes des fonctions de nutrition. Elles se contractent lentement, mais longuement.

2° Les *fibres striées*, qui forment tout le système musculaire des Arthropodes et des Vertébrés, et qu'on rencontre dans certains organes des Échinodermes (pédicellaires), des Rotifères, des Vers (appareil génital des Échinorhynques) et des Mollusques (pharynx des Gastéropodes, cœurs veineux des Céphalopodes).

Leur contraction est rapide, mais elle est de courte durée.

Pour la description histologique de ces éléments, et notamment de la fibre striée, nous renvoyons aux traités spéciaux d'histologie.

Comment peut-on concevoir le processus qui fait une fibre musculaire d'une cellule ordinaire? Dans le protoplasma, la contractilité semble dévolue plus spécialement au *spongioplasma*, à la substance réticulée. Que la proportion de celle-ci augmente, la contractilité s'exagérera par là même. C'est ce qui a lieu en effet. Aussi les éléments musculaires se colorent-ils fortement aux réactifs, qui agissent avec plus d'intensité sur l'hyaloplasma.

La disposition du spongioplasma varie dans les deux espèces de fibres : dans les fibres lisses, il se localise sur un côté de la fibre, ou plus rarement (Nématodes) sur tout son pourtour, entourant entièrement le paraplasma.

Les fibres striées peuvent au contraire se décomposer en fibrilles juxtaposées les unes aux autres dans le sens de leur longueur. Cette disposition s'explique facilement. Le spongioplasma constitue, nous l'avons vu, un réseau, un ensemble de lamelles anastomosées séparant des mailles polyédriques remplies de paraplasma. Si ces mailles s'allongent considérablement, le spongioplasma semblera formé par une série de lamelles longitudinales parallèles, très étroites, dont chacune est une fibrille (van Gehuchten). Le paraplasma qui sépare ces fibrilles est très réduit, de sorte que ces éléments orientés sont presque juxtaposés. Toutefois, le noyau se trouve toujours enveloppé d'une quantité notable de paraplasma, assez grande même dans certains cas (fibres musculaires des cœurs lymphatiques des Batraciens).

X. Organes de reproduction. — Nous avons déjà dit que les animaux pouvaient se reproduire par *scissiparité* ou par *gemmiparité*. Mais il est un autre mode de reproduction plus général : c'est la *fécondation*. Elle consiste dans la fusion de deux éléments, l'un immobile, c'est l'élément femelle ou *œuf;* l'autre mobile, c'est lui qui vient à la rencontre de l'œuf; il constitue l'élément mâle, le *spermatozoïde*. Ces deux éléments peuvent être produits par le même individu, qui est alors *hermaphrodite*. Mais le plus généralement ils dérivent d'individus

différents. Celui qui produit les œufs est une *femelle;* celui qui donne les spermatozoïdes est un *mâle.* Même dans le cas des animaux hermaphrodites, il semble y avoir nécessité de croisement entre deux individus. Tous les Mollusques hermaphrodites, les Lombrics, etc., s'accouplent avec un autre individu de leur espèce. Les Trématodes et les Cestodes semblent faire exception à cette règle. Encore chez ces derniers la fécondation se produit-elle en général entre deux éléments appartenant à des anneaux distincts.

Dans cet accouplement d'individus hermaphrodites, il peut y avoir réciprocité, chaque individu jouant le rôle de mâle et de femelle par rapport à l'autre. Mais d'autres fois un seul des éléments sexuels est arrivé à maturité, au moment de l'accouplement. Il y a alors une véritable sexualité. L'individu est successivement mâle et femelle. Dans ce cas, on le comprend, la fécondation croisée est absolument nécessaire.

Nous étudierons d'abord en eux-mêmes les éléments sexuels, l'œuf, le spermatozoïde, puis leur union, pour passer enfin à l'étude des généralités relatives aux organes reproducteurs proprement dits.

L'ŒUF. — L'œuf, au moins dans sa jeunesse, est toujours équivalent à une simple cellule (fig. 15 A). Il est formé par une masse de protoplasma nu, muni d'un noyau, qu'on désigne sous le nom de *vésicule germinative* ou *vésicule de Purkinje.* A l'intérieur du noyau est un nucléole, la *tache germinative* ou *tache de Wagner.* L'œuf peut dans le cas le plus simple résulter de la transformation d'une quelconque des cellules du corps. Chez les Hydraires, toute cellule de l'endoderme peut devenir un œuf. Chez les Polychètes et les Némertes les œufs peuvent également se produire en un point quelconque du revêtement péritonéal mésodermique.

Plus souvent, l'œuf ne peut se former que dans un massif limité de cellules, auquel on donne le nom d'*ovaire* ou de *glande génitale femelle.* Toutes les cellules de l'ovaire sont équivalentes, et par suite susceptibles de se transformer en œufs. C'est ce qui arrive en effet dans quelques cas. Mais le plus souvent un certain nombre seulement d'entre elles parviennent à l'état d'œuf, les autres cellules germinatives se contentent de servir à la protection ou à la nutrition de ces cellules privilégiées. Tantôt leur substance est entièrement absorbée par l'œuf voisin, qui s'en nourrit à la façon d'une Amibe; tantôt les cellules qui entourent l'œuf se disposent autour de lui en une couche continue différenciée, qui constitue le *follicule.*

A la maturité, l'œuf se modifie considérablement. Son proto-

plasma est pénétré d'une quantité parfois énorme de substances nutritives, qui s'y déposent sous forme de gouttelettes réfringentes, et qui constituent le *vitellus nutritif.*

La quantité relative et la répartition du vitellus ont une influence considérable sur les premiers stades du développement, notamment sur la segmentation. Mais cette étude est du domaine de l'embryogénie et sort par suite du cadre de ce livre.

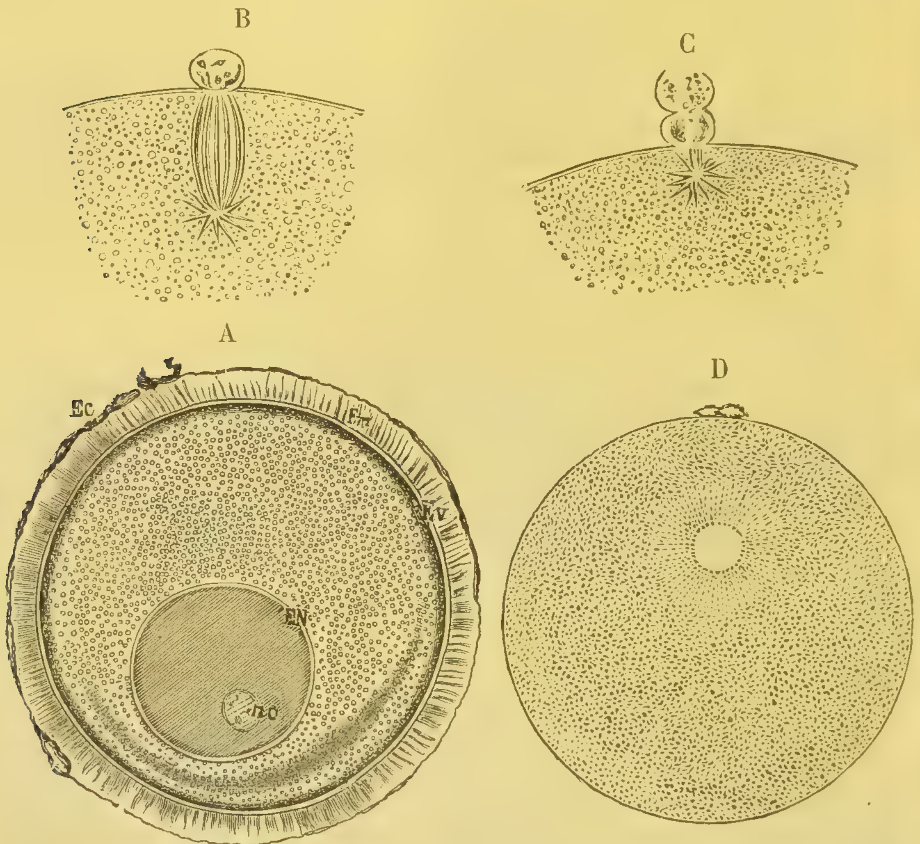


Fig. 15. — A. Œuf mûr d'*Asterias glacialis* revêtu d'une enveloppe mucilagineuse, et contenant une vésicule germinative et une tache germinative excentriques. — B. Expulsion du premier globule polaire par division karyokinétique. — C. Formation du second globule polaire. — D. Œuf d'*Asterias glacialis* montrant les deux cellules polaires et le pronucléus femelle entouré de stries rayonnantes. (Fol.)

La vésicule germinative, qui a d'abord tous les caractères d'un noyau, perd à la maturité sa membrane d'enveloppe ; son filament nucléaire disparaît, toute la chromatine se condensant dans la tache germinative.

Enfin l'œuf, primitivement nu, s'entoure souvent d'une membrane protectrice, quelquefois sécrétée par le protoplasma ovulaire, on la nomme en ce cas *membrane vitelline;* d'autres fois produite aux dépens des cellules du follicule, c'est alors un *chorion.*

Il peut enfin se développer des *enveloppes secondaires*, sécrétées par les glandes accessoires des organes génitaux (glande à albumine, glande coquillière, etc.). C'est dans cette catégorie qu'il faut placer le blanc de l'œuf d'oiseau, et sa coque calcaire. Ces enveloppes secondaires, ou bien sont superposées aux enveloppes primaires, ou bien sont les seules parties protectrices de l'œuf. Ce dernier n'est complètement nu que dans les Éponges et la plupart des Cœlentérés.

Quand l'œuf est arrivé à maturité, il est le siège de phénomènes particuliers, qui ont pour fin la séparation successive de deux petits corps appelés *globules polaires* (fig. 15 B-D). La signification de ces globules a été très discutée. L'interprétation proposée par Giard et Bütschli est de beaucoup la plus acceptable. Chacun des globules polaires est en réalité une cellule. Leur séparation de la masse générale de l'œuf se fait par le procédé habituel de division des cellules. C'est une karyokinèse ordinaire (fig. 15,B), qui ne se distingue que par l'inégalité des produits. Après que le premier globule s'est séparé, il se divise à son tour par karyokinèse ou directement, pour donner un globule secondaire, pendant que l'œuf produit, toujours par karyokinèse, un deuxième globule primaire (C).

Il existe donc à la fin du processus quatre cellules morphologiquement équivalentes; mais tandis que l'une d'elles est volumineuse, et mérite seule le nom d'*œuf*, les trois autres sont très réduites. Ce n'en sont pas moins des œufs rudimentaires.

Le spermatozoide. — La première forme de l'élément mâle est tout à fait comparable à la cellule germinative femelle. C'est une cellule qui naît quelquefois — comme c'est le cas pour l'élément femelle — en un point quelconque de l'endoderme ou du mésoderme, qui peut dans d'autres cas appartenir à un massif limité, nommé *glande génitale mâle* ou *testicule*.

On désigne cette cellule sous le nom d'*ovule mâle*, de *cellule mère des spermatozoïdes*, de *spermatospore*.

Mais au lieu de rester entières comme les cellules germinatives femelles, — sauf émission des globules polaires — qui se transforment simplement en œufs, les spermatospores subissent une fragmentation, et donnent naissance à une masse de cellules (*spermosphère* ou *morula spermatique*), dont chacune est un *spermatoblaste* et se transforme finalement en un spermatozoïde.

Un spermatozoïde n'est donc pas l'équivalent d'un œuf; c'est la spermatospore, ou, si l'on veut, l'ensemble des spermatoblastes ou des spermatozoïdes nés d'une même spermatospore, qui est l'équivalent de l'élément reproducteur femelle.

A quelques exceptions près (Crustacés, Nématodes) les spermatozoïdes ont toujours la même forme ; on y distingue deux parties : 1° la *tête*, sphérique ou ovoïde, renfermant une portion du noyau de la spermatospore entourée d'une mince couche de protoplasma ; 2° la *queue*, flagellum protoplasmique toujours en mouvement. Nous ne pouvons dire les nombreuses variations qui peuvent modifier ce type. Disons cependant que chez un grand nombre de Batraciens, de Reptiles et de Mammifères, la queue porte une membrane délicate, qui s'enroule en spirale autour d'elle, et qui s'épaissit à son bord externe en un filament marginal.

Le flagellum, soit par ses mouvements propres, soit par ceux de sa membrane ondulante, fait mouvoir le spermatozoïde dans le liquide où il est plongé. Chez les Crustacés et chez les Nématodes, il n'y a que des mouvements amiboïdes. Dans tous les cas, c'est un élément toujours mobile, et c'est lui qui va à la recherche de l'œuf, auquel il va s'unir dans la FÉCONDATION.

FÉCONDATION. — Les phénomènes intimes de ce grand acte physiologique ont été décrits pour la première fois d'une façon complète, simultanément par trois observateurs qui les ont découverts indépendamment : H. Fol sur l'*Asterias glacialis*, O. Hertwig sur l'*Echinus lividus*, et Selenka sur le *Toxopneustes variegatus*.

Ils ont été revus depuis sur un grand nombre de types par divers naturalistes, dont les descriptions concordent de la façon la plus complète, et montrent que le phénomène a une constance presque absolue dans toute l'étendue du règne animal.

Voici quelle est sa marche dans l'*Asterias glacialis*. Au stade où nous l'avons laissé, l'œuf, qu'il ait ou non donné naissance à des globules polaires (1), renferme un noyau, qu'on appelle le *pronucléus femelle ;* autour de lui, le protoplasma environnant se dispose de façon à le montrer comme entouré de stries rayonnantes (fig. 15 D).

Si, à cet état, on permet à des spermatozoïdes d'arriver à l'œuf, leurs têtes pénètrent dans l'enveloppe gélatineuse qui l'entoure. Bientôt le protoplasma pousse vers celui qui s'est le plus avancé une protubérance (fig. 16 A), qui finit par arriver au contact du spermatozoïde. La tête de celui-ci est englobée dans le protoplasma ovulaire (fig. 16 B) et il en est bientôt de même de la queue. Immédiatement après cette pénétration, le protoplasma s'entoure d'une membrane qui l'isole complètement et ferme à tout autre élément mâle l'accès de la cellule femelle.

(1) L'expulsion des globules polaires n'a aucune liaison directe avec la fécondation ; elle peut soit précéder, soit suivre celle-ci.

La tête du spermatozoïde privilégié, englobée dans l'œuf, forme un noyau qu'on appelle le *pronucléus mâle*. Il grossit notablement, en assimilant sans doute la substance de l'œuf, et

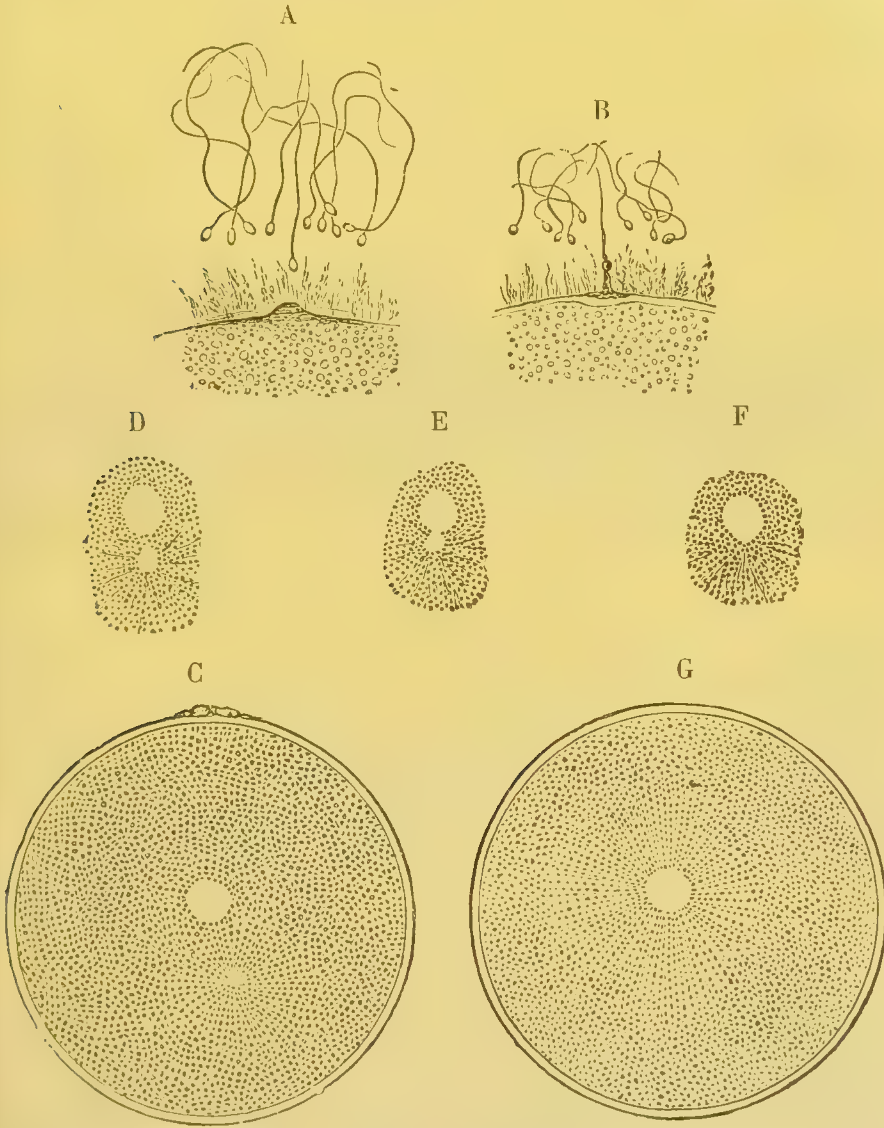


Fig. 16. — Fécondation de l'œuf d'*Asterias glacialis*. — A. Spermatozoïdes englobés dans l'enveloppe mucilagineuse ; une protubérance se forme à la surface de l'œuf vers le plus voisin. — B. Le spermatozoïde et la protubérance se sont rencontrés. — C. Pronucléus mâle et femelle, le premier entouré de stries rayonnantes. — D, E, F. Trois stades de l'acheminement du pronucléus mâle vers le pronucléus femelle. — E. Les deux pronucléus se sont réunis en un noyau unique. (Fol.)

le protoplasma se dispose autour de lui en stries rayonnantes, tandis que les mêmes stries disparaissent autour du pronucléus femelle (fig. 16, C). Ce dernier reste immobile, pendant que le pronucléus mâle s'approche de lui (fig. 16, D, E, F). Mais aussitôt

que les stries radiaires de celui-ci l'ont atteint, il entre en activité, s'approche rapidement du pronucléus mâle, et émet des prolongements amiboïdes qui entourent celui-ci peu à peu. Au bout de quelque temps, les deux pronucléus se sont fusionnés, et ont produit un noyau unique (fig. 16, G), qui va bientôt se diviser pour former les noyaux des deux premières cellules de segmentation.

Glandes génitales et organes accessoires. — De même que les cellules germinatives mâle et femelle sont morphologiquement équivalentes, de même les glandes génitales, ovaire et testicule, ont la même valeur.

C'est dans cette concordance absolue qu'il convient de chercher la raison des formes si variables et si nombreuses sous lesquelles se présente l'hermaphrodisme.

Il n'est pas étonnant non plus que très souvent les organes soient construits sur le même type dans les deux sexes, bien qu'il ne faille pas considérer ceci comme une loi générale.

Nous avons vu que parmi les cellules germinatives un certain nombre devenaient des œufs ; les autres, qu'on pourrait appeler *cellules vitellines*, servent à la nutrition des premières; elles sont souvent mélangées avec les œufs, mais d'autres fois elles s'en séparent, et se localisent dans des lobes spéciaux de la glande, alternant avec les lobes ovulaires. Il peut même arriver que la séparation soit complète; l'ovaire se compose alors de deux sortes de glandes qu'on peut, avec Van Beneden, appeler *germigènes* et *vitellogènes* (Pucerons, Trématodes, Cestodes).

Les produits de ces deux glandes se réunissent dans une poche, *l'ootype ;* c'est là que se nourrissent les œufs ; c'est là aussi qu'arrivent les spermatozoïdes destinés à les féconder.

Les produits génitaux sont quelquefois rejetés au dehors par les orifices d'autres appareils (orifices rénaux des Annélides, de certains Mollusques), d'autres fois par déhiscence des parois de la glande en contact avec l'extérieur.

Mais le plus souvent il se constitue à cet effet un canal, auquel on donne le nom d'*oviducte* pour la glande femelle, de *spermiducte* ou *canal déférent* pour la glande mâle.

A ces portions fondamentales s'ajoutent en général des organes accessoires, destinés soit à protéger les éléments sexuels, soit à faciliter leur transport ou leur union.

Telles sont, pour les organes mâles, les *prostates*, sécrétant un liquide qui délaye les spermatozoïdes; les *glandes à spermatophores*, produisant les enveloppes destinées à contenir des masses de spermatozoïdes, qui sont tous ensemble portés vers la femelle; enfin des *vésicules séminales,* où les sperma-

tozoïdes s'accumulent, attendant le moment d'être utilisés.

Aux organes femelles s'ajoutent des *poches copulatrices*, où les spermatozoïdes du mâle viennent se rassembler après l'accouplement, et attendent les œufs; des glandes chargées de former les enveloppes secondaires de l'œuf (*glandes à albumine*, glandes coquillières, etc.), ou de sécréter une substance destinée à fixer les œufs après la ponte (glandes nidamentaires). Dans les deux sexes, des glandes sécrètent souvent des liquides destinés à faciliter l'accouplement, en lubrifiant les surfaces en contact.

Enfin, dans certains cas où le développement s'effectue dans l'organisme maternel, il se constitue sur le trajet de l'oviducte une dilatation chargée d'abriter les œufs et les embryons; c'est l'*utérus* ou la *matrice*. Ce développement peut d'ailleurs se faire dans d'autres parties indépendantes de l'appareil génital, dans des *poches incubatrices* formées aux dépens du tégument, ou tout autrement.

Appareils copulateurs. — Chez tous les Phytozoaires, et quelques Artiozoaires, les éléments sexuels, versés dans l'eau, sont abandonnés au hasard, qui seul arrive à les mettre en contact. Mais pour la plupart des Artiozoaires, et notamment chez les animaux aériens, où le milieu extérieur ne saurait conduire les spermatozoïdes vers les œufs, la fécondation est assurée par un acte physiologique spécial qu'on désigne sous le nom de *copulation*, et qui a pour but d'introduire les spermatozoïdes dans l'organisme femelle, à portée des œufs.

Chez la femelle, les organes de copulation se réduisent à un canal, le *vagin*, qui s'ouvre à l'extérieur par un orifice, la *vulve*. Ce canal communique soit directement avec l'utérus ou l'oviducte, soit avec des *poches copulatrices*, où le sperme attend la maturité des œufs.

Chez le mâle, les organes copulateurs sont des organes saillants, protractiles ou érectiles, qui, au moment de la copulation, s'introduisent dans le vagin et y apportent les spermatozoïdes. On les appelle *verges* ou *pénis*. L'absence du vagin n'entraîne pas forcément la disparition des organes copulateurs mâles, qui déposent alors les spermatozoïdes au voisinage de l'orifice femelle (Crustacés, etc.). Le pénis n'est souvent que l'extrémité du canal déférent, qui fait saillie à l'extérieur, et qui est muni de muscles, ou de tissu érectile, destiné à assurer sa rigidité. Mais il peut aussi être indépendant des organes génitaux proprement dits; il faut alors que le liquide spermatique soit d'abord conduit de l'orifice mâle à l'organe copulateur chargé de le transmettre à la femelle.

Enfin, à l'appareil femelle sont adjoints souvent des organes,

destinés à faciliter la ponte; à enfouir les œufs. Ce sont toujours des organes en forme de tube ou de gouttière, auxquels on donne suivant les cas les noms d'*oviscapte*, de *tarière*, etc.

A l'histoire de la génération, se rattache l'étude d'un certain nombre de phénomènes qui s'écartent de la marche normale que nous venons de décrire.

Parthénogénèse. — Dans un certain nombre d'animaux, les cellules germinatives qui se trouvent dans l'ovaire donnent naissance *sans aucune fécondation préalable* à des individus nouveaux. Souvent même des œufs sont pondus, qui peuvent se développer sans avoir reçu le contact d'aucun spermatozoïde. Ces faits ont été réunis par von Siebold sous le nom de *parthénogenèse*. Ils se produisent quelquefois accidentellement (*Bombyx mori*, ouvrières des Abeilles). Mais dans d'autres cas, la parthénogenèse est un phénomène normal de développement. C'est le cas des œufs d'été des Rotifères, des Cladocères (*Daphnia*). Plusieurs générations d'*Artemia* et d'*Apus* peuvent se développer sans qu'on constate la présence d'un seul mâle.

Le phénomène se régularise encore plus chez un grand nombre d'Insectes (*Chermes*, Coccides [*Lecanium*, *Aspidiotus*], certains Lépidoptères [*Psyche*, *Solenobia*], enfin beaucoup d'Hyménoptères [Cynipidés, Tenthrédines (*Nematus*), Guêpes (*Polistes*), Abeilles]).

Mais il importe d'ajouter que, à de très rares exceptions près (quelques Cynips et Coccides) où les mâles n'ont jamais été découverts, la parthénogenèse n'existe jamais seule, et que de temps à autre apparaissent des générations où la fécondation s'effectue.

A les considérer isolément, de tels faits resteraient inexplicables. Mais il existe une série de phénomènes analogues qui permettent de rattacher la parthénogenèse au mode de reproduction par bourgeonnement, à la blastogénèse.

Le bourgeonnement que nous avons considéré jusqu'ici comme se produisant dans les parties externes du corps, peut dans quelques cas, se produire aussi bien à l'intérieur.

C'est ce que montre avec la dernière netteté l'étude du développement des Salpes, et la comparaison de ceux-ci avec les groupes voisins (*Doliolum*, *Pyrosoma*) prouve qu'il n'y a pas de différence essentielle entre le bourgeonnement externe et le bourgeonnement interne.

Des faits analogues se rencontrent dans le développement des Trématodes. Lorsque la larve est arrivée à l'état de *sporocyste* ou de *rédie*, elle produit par un bourgeonnement interne, un certain nombre de *Cercaires* dont chacune devient un Distome.

Le corps tout entier de l'embryon se dissocie de la sorte pour produire de nouveaux individus.

Des faits absolument analogues se passent chez les Insectes (1); la larve de certaines Cécidomyes (*Heteropeza*, *Miator*) donne naissance par production endogène à une génération d'autres larves, qui peu à peu remplissent la cavité générale de la larve mère; celle-ci disparaît, et est remplacée par plusieurs larves filles. Mais un pas nouveau est ici réalisé. Les larves filles ne naissent pas au hasard, mais bien aux dépens d'un corps particulier, d'un *germigène*, qu'on doit considérer comme l'ébauche de la glande sexuelle. Ce germigène se divise bientôt en un certain nombre de parties dont chacune renferme une cellule germinative et des cellules vitellines. Cet ensemble donne naissance à un embryon.

Nous n'avons plus qu'un pas à faire pour arriver au cas des Pucerons, et enfin à celui des Abeilles, où un œuf absolument formé et pondu, se développe en un nouvel individu.

La série que nous avons tracée est donc complète : La parthénogenèse doit être ramenée à une gemmation interne. Un fait toutefois mérite d'être mentionné : c'est que les germigènes, aux dépens desquels se développent les individus nés sans fécondation préalable, sont toujours construits exactement sur le même type que les ovaires produisant des œufs destinés à être fécondés, ou n'en diffèrent que par la disparition des organes accessoires (Pucerons). Aussi a-t-on proposé de leur donner le nom de *pseudovaires*, et celui de *pseudovum* à leurs cellules germinatives. Les individus munis de pseudovaires ont de même les caractères extérieurs des femelles; on doit donc les considérer comme des femelles vierges et mères.

Pœdogenèse. — Nous avons tout à l'heure montré que, contrairement à ce qui a lieu généralement, certains êtres pouvaient se reproduire avant d'avoir atteint l'état adulte. Ce phénomène, qu'accompagne toujours la parthénogenèse, a été désigné par von Baër et von Siebold sous le nom de *pœdogénèse*. Les Insectes nous en montrent de remarquables exemples. Les larves de Cécidomyes ont déjà été citées; les nymphes de *Chironomus* peuvent pondre des œufs qui se transforment en larves (2).

On en rencontre également chez les Vertébrés : Le *Triton alpestris* atteint sa maturité sexuelle alors qu'il a encore ses branchies. Il en est de même de l'Axolotl (*Siredon pisciformis*) qui n'est que la larve d'*Amblystoma mexicanum*, et de beaucoup de Poissons.

(1) Wagner, Z. W. Z., t. XIII, 1863.

(2) V. Baer. Bull. Acad. Saint-Pétersbourg. — Grimm. *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomusart*. Saint-Pétersbourg, 1880.

Métagenèse. — Générations alternantes. — Hétérogonie. — En résumé deux cas sont à distinguer dans le mode de reproduction des animaux : ou bien la fécondation est le seul mode employé ; chaque œuf donne naissance à un individu et à un seul; ou bien il existe un mode sexué et un mode asexué, et l'œuf donne naissance à plusieurs êtres (blastozoïdes, schizozoïdes) nés par bourgeonnement ou division d'un individu primitif (oozoïde).

On a donné à ce dernier cas, plusieurs noms : celui de *digenèse* (P.-J. van Beneden) indiquant les deux modes de génération (oogenèse et blastogenèse), celui de *généagenèse* (de Quatrefages) indiquant qu'après le développement de l'œuf, il y a eu production de plusieurs générations, et enfin celui de *métagenèse* (R. Owen) indiquant à peu près la même chose.

Lorsque l'œuf se développe dans un blastozoïde distinct de l'oozoïde primitif et complètement séparé de lui, il arrive, en général, que cet individu porteur des éléments sexuels présente des caractères différents du premier. On dit alors qu'il y a *alternance de générations* : une génération sexuée succédant à une génération asexuée. Ce mot a été appliqué notamment aux Salpes et aux Hydroméduses. Nous verrons qu'il ne répond pas à la réalité; car dans ces deux cas l'individu prétendu sexué (Salpe agrégée, Méduse) n'a fait que recevoir le dépôt de l'œuf et mener à bien sa maturation.

Le nom précédent ne peut guère s'appliquer qu'aux *Syllis*, dont la seconde génération (*Heterosyllis*) produit réellement les éléments reproducteurs.

Enfin, alors même que la reproduction sexuée existe seule, il peut se faire que deux générations successives affectent des formes différentes. Il y a alors alternance de formes, ou, suivant l'expression de Leuckart, *hétérogonie*.

On en trouve des exemples chez quelques Insectes, mais les plus remarquables nous sont fournis par des Nématodes, appartenant au genre *Rhabditis*. Le *Rh. nigrovenosa* vit à l'état libre et présente des individus mâles et des individus femelles; ces derniers fécondés donnent de 1 à 4 petits qui se développent à l'intérieur de leur mère et sont mis en liberté par dissociation de celle-ci. Ils ont alors une forme différente et étaient rangés autrefois dans le genre *Rhabdonema*. Ils passent alors dans le poumon d'une Grenouille. Ces individus sont encore sexués, mais hermaphrodites. Leurs œufs se développent à leur tour et produisent de nouveau des *Rhabditis*, qui émigrent à l'extérieur et vivent librement. De même la forme *Rhabditis stercoralis* alterne avec la forme *Rhabdonema strongyloïdes* qui vit dans l'intestin de l'homme.

CHAPITRE II

PROTOZOAIRES (1)

CLASSIFICATION

I. SOUS-EMBRANCHEMENT. — RHIZOPODES.

CLASSE I. AMIBES.

I. O. Nus. — *Amæba*, *Protamæba*, *Gloïdium*, etc.

II. O. Testacés. — Lobés : *Arcella*, *Difflugia*, etc. ; — Filiformes : *Pamphagus*, *Platoum*, *Euglypha*, etc.

CLASSE II. FORAMINIFÈRES.

I O. Perforés. — *Lagena*, *Nodosaria* ; *Spirillina*, *Orbulina*, *Globigerina*, *Textularia* ; *Nummulites*, etc.

II. O. Imperforés. — *Gromia*, *Protogenes*, *Protomyxa* (?), *Lituola* ; Miliolidés : *Biloculina*, *Triloculina*, *Quinqueloculina*, *Cornuspira*, *Orbitolites*, etc.

CLASSE III. RADIOLAIRES.

I. O. Péripylaires. — *Thalassicolla*, *Collozoum* ; *Collosphæra*, etc.

II. O. Actipylaires. — *Acanthometra*, etc.

III. O. Monopylaires. — *Polycystina*, etc.

IV. O. Phéodariés. — *Aulacantha*, *Challengeria*, etc.

CLASSE IV. HÉLIOZOAIRES. — *Actinophrys*, *Actinosphærium* ; — *Heterophrys* ; — *Raphidiophrys*, *Acanthocystis* ; — *Clathrulina* ; — *Monobia* (?), *Myxastrum* (?), *Myxodictyum* (?), etc.

II. SOUS-EMBRANCHEMENT. — CORTIQUÉS.

CLASSE I. FLAGELLIFÈRES.

I. O. Flagellés. — *Rhizomastix*, *Monas*, *Dendromonas*, *Anthophysa*, *Dinobryon* ; *Euglena* ; Heteromastigoda : *Bodo* ; Isomastigoda : *Spongomonas*, *Rhipidodendron*, etc.

II. O. Choanoflagellés. — *Phalansterium*, *Codosiga*, *Astrosiga*, *Hirmidium*, etc.

(1) Bütschli, *Protozoa*, Bronn's Klass. und Ordn. des Thierreichs. Leipzig, 1880-1890. — Saville Kent, *Manual of the Infusoria*. 1880-1881. — Stein, *Organismus der Infusionsthiere*. Leipzig, 1859-1879. — Maupas, Nombreux mémoires dans A. Z. E. — Challenger Reports : *Radiolaires* par Hæckel, *Foraminifères*, par Brady. — Hæckel, *Studien über Rhizopoden*, J. Z., t. XI ; — *Monographie des Monères*, J. Z., t. IV. — R. Hertwig, *Histologie der Radiolarien*. Leipzig, 1876.

III. O. Dinoflagellés. — Adinidiens; Dinifères: *Ceratium, Peridinium*, etc.

IV. O. Cystoflagellés. — *Noctiluca, Leptodiscus, Pyrocystis.*

CLASSE II. INFUSOIRES CILIÉS.

I. O. Holotriches. — *Paramecium, Ichthyophthirius, Prorodon, Opalina, Amphileptus, Coleps*, etc.

II. O. Hétérotriches. — *Stentor, Nyctotherus, Balantidium*, etc.

III. O. Péritriches. — *Vorticella, Zoothamnium, Carchesium, Epistylis, Lagenophrys, Ophrydium*, etc.

IV. O. Hypotriches. — *Dysteria, Stichotrica, Stylonychia*, etc.

CLASSE III. ACINÉTIENS.

I. O. Suceurs. — *Acineta, Dendrocometes, Sphærophrya, Podophrya*, etc.

I. O. Actinaires. — *Ophryodendron*, etc.

§ 1. — *Définition et délimitation du groupe.*

Les PROTOZOAIRES sont les plus simples des animaux. Ils peuvent se définir par leur constitution même. Ils sont formés *d'un seul élément anatomique*. Mais cette définition, qui semble si précise au premier abord, laisse subsister d'assez grandes difficultés pour la délimitation du groupe.

Il confine en effet d'une part aux végétaux inférieurs, de l'autre aux animaux pluricellulaires. Or, si la différence entre les animaux et les végétaux est considérable quand on s'adresse aux types supérieurs de chaque groupe, il n'en est plus de même à la base de l'échelle, et on a pu dire que les deux règnes de l'empire organique convergent comme les deux branches d'un V. On a cherché bien des criteriums permettant de différencier sûrement les êtres des deux règnes. Mais tous offrent des difficultés difficilement surmontables dans l'application.

D'ailleurs, on ne voit pas bien la nécessité de trouver un pareil caractère, d'édifier un semblable mur, élevant une barrière infranchissable entre les deux groupes primordiaux.

La continuité organique qui s'affirme si nettement dans toute la nature proteste contre une pareille prétention. Les deux règnes tirent sans nul doute leur origine de formes ancestrales identiques, et les formes dérivées peuvent se modifier de mille façons, sans que pour cela se rompe le lien étroit qui les relie.

Parmi ces modifications, une surtout présente une importance extrême, c'est le fait que l'élément protoplasmique s'entoure chez les végétaux d'une membrane de cellulose. Une pareille membrane solide et résistante, interdisant tout mouvement extérieur au

protoplasma, a des conséquences qu'il est facile de prévoir (1). Ces conséquences sont assez importantes pour qu'on ait considéré la présence ou l'absence de cellulose comme le critérium le plus précis de la distinction des animaux et des végétaux. Il coïncide d'ailleurs le plus souvent avec le critérium tiré de la locomotion.

Toutefois des exceptions assez nombreuses mettent encore ce critérium en défaut. Ainsi les Myxomycètes, champignons parasites, sont, dans la plus grande partie de leur existence, formés d'une masse de protoplasma nue et dépourvue de cellulose. Leur mode de reproduction seul les fait ranger parmi les Champignons.

On est ainsi amené à définir le végétal un être vivant dont les cellules sont, au moins à un moment de leur existence, entourées de cellulose.

Essai de conciliation. — Les protistes. — Quelques zoologistes, et particulièrement Hæckel, ont cru lever la difficulté en admettant à la base de l'empire organique un troisième règne, destiné à recevoir les êtres que l'on ne peut classer avec certitude ni parmi les animaux, ni parmi les végétaux. C'est le règne des *Protistes* d'Hæckel (2). Les êtres vivants ne se répartiraient plus en deux règnes, convergeant comme les deux branches d'un V, mais en trois groupes fondamentaux disposés comme un Y.

Il est clair que ce n'est pas lever la difficulté, mais simplement la déplacer; car il faudra chercher cette fois la limite des trois règnes. Si un pareil groupe de débarras peut être commode pour classer les types qui demandent encore de nouvelles recherches, l'expérience prouve que les formes indécises deviennent chaque jour de moins en moins nombreuses, et il n'y a plus, à l'heure actuelle, d'incertitude que pour des formes inférieures spéciales, quelques Flagellifères, quelques Amibes, etc., qui constituent le vrai point de contact entre le règne animal et le règne végétal.

Distinction des protozoaires coloniaux et des métazoaires. — La difficulté n'est pas moins grande pour séparer les Protozoaires des animaux pluricellulaires, des Métazoaires. Beaucoup de Protozoaires vivent en effet en colonies, et un pareil assemblage constitue une sorte d'être pluricellulaire, qui ne répond plus à la définition précédemment donnée; mais, chaque individu pouvant se rattacher à une forme isolée, ces colonies viennent se ranger tout naturellement à côté des Protozaires unicellulaires.

On lève la difficulté en remarquant que les cellules qui composent de pareilles colonies sont toutes semblables entre

(1) Voir pour plus de développements : Sicard, *Éléments de zoologie*, p. 2 et suivantes.

(2) Hæckel : *Le Règne des Protistes*. Trad. franç., Paris.

elles, et n'offrent aucune différenciation de forme ni de fonction.

Au contraire dans les Métazoaires, les éléments anatomiques sont toujours divisés *en deux groupes au moins*, différant et par leur structure et par leurs fonctions.

On doit donc définir les Protozoaires, *des êtres unicellulaires, pouvant se rassembler en colonies, dans lesquelles chaque individu conserve sa forme primitive et son individualité propre, et ne présente aucune différenciation secondaire.*

Une exception semble encore se présenter : c'est celle des Labyrinthulés, découverts en 1887 par Cienkowsky (1) sur des poutres couvertes d'algues du port d'Odessa (fig. 17).



Fig. 17. — *Labyrinthula vitellina.* Cienk., attachée à un filament d'algue, *a*. — *m*, accumulation de cellules nucléées réunies par une substance interstitielle granuleuse ; *f*, filaments directeurs, n'existant pas à l'état de repos, et paraissant un produit de sécrétion cellulaire ; *p*, dilatation se produisant aux points de coalescence des filaments ; *c*, cellules cheminant sur les filaments. Gr. env. 150. (Cienkowsky.)

Ce sont de petites taches d'un rouge brique, où le microscope laisse apercevoir deux parties : 1° une masse centrale granuleuse (*m*) où se trouvent une multitude de cellules arrondies, munies d'une membrane, nucléées (*Labyrinthula*) ou sans noyaux (*Chlamydomyxa*) ; 2° une couche corticale formée de rameaux (*f*) anastomosés en un réseau, le long desquels se meuvent des globules fusiformes (*c*).

(1) Cienkowsky, A. M. A, t. III, 1867. — Archer. Q. J. t. XV, 1875. — Geddes, *Id.*, t. XXII, 1882.

Il semblait qu'on eût affaire ici à un organisme présentant deux sortes d'éléments, et échappant par suite à la définition du groupe des Protozoaires. Mais on a reconnu aisément que les cellules fusiformes étaient les mêmes que celles de la masse centrale, qui changent de forme lorsqu'elles quittent l'intérieur de cette masse, pour courir le long des rameaux.

La même remarque s'applique à un organisme plus remarquable encore, le *Protospongia* (fig. 18). Il est constitué par un certain nombre d'individus réunis par une substance gélatineuse. Ceux qui sont placés à l'intérieur de celle-ci (*a*) sont de vrais amibes ; ceux de la périphérie au contraire (*c*) prennent l'aspect des Choanoflagellés. On voit d'ailleurs en suivant pendant quelque temps une semblable colonie, qu'un même individu peut prendre successivement les deux formes. On a donc bien affaire à un véritable Protozoaire colonial. Toutefois des exemples semblables sont pour nous d'un haut intérêt. Ils nous montrent comment a dû se faire la différenciation qui a fait d'un Protozoaire colonial un Métazoaire. Les individus constituants, primitivement mobiles, et variant de forme suivant leur position, se sont enfin fixés comme situation et comme forme, et ainsi s'est produit un nouvel organisme où entrent deux sortes de cellules, deux feuillets constituants.

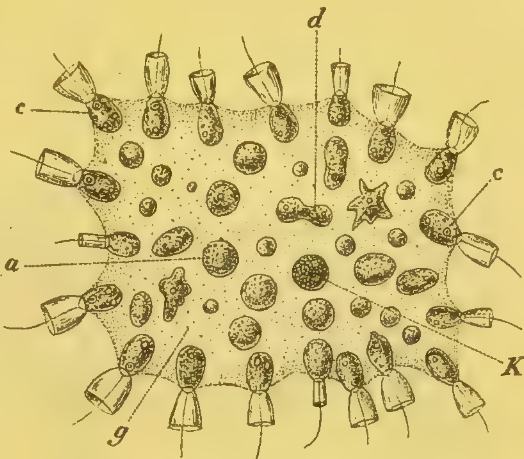


Fig. 18. — *Protospongia Hæckeli*. Kent. Colonie d'environ 40 individus, réunis par une substance gélatineuse, *g*. — *a*, individu amiboïde ; *d*, individu semblable en voie de division ; *c*, individus choanoflagellés ; K, kyste, dont le contenu est divisé en nombreux fragments (spores ?). Gr. env. 600. (SAVILLE KENT.)

HÉTÉROGÉNÉITÉ DU GROUPE. — Outre la difficulté qu'elle soulève pour la délimitation du groupe, la définition que l'on donne des Protozoaires présente un autre inconvénient. Elle réunit ensemble des animaux qui n'ont peut-être entre eux aucun rapport de parenté.

Les zoologistes ne se proposent plus seulement de former des groupes d'après des caractères permettant d'arriver rapidement à la détermination des animaux ; ils cherchent à exprimer les affinités existant réellement entre les êtres, à dresser leur arbre généalogique. Or, le fait d'avoir un corps unicellulaire semble une sorte d'accident qui ne constitue, s'il est employé seul, qu'un caractère artificiel, et qui n'autorise pas à réunir dans une même unité tous les êtres qui le présentent. Les Protozoaires n'ont en commun que cette propriété. Les divers groupes que l'on y signale diffèrent beaucoup entre eux à tous les autres points de vue.

Le groupe des Protozoaires semble donc un groupe un peu artificiel, comparable aux *Vermes* de Linné. Les découvertes futures amèneront sans nul doute son démembrement en un certain nombre d'embranchements distincts. Nous sommes obligés pour le moment de nous conformer à l'usage, et d'admettre encore cet embranchement primordial.

DEGRÉS DIVERS DE DIFFÉRENCIATION. — CLASSIFICATION. — La cellule qui constitue le corps d'un Protozoaire peut présenter les stades les plus divers de complication. Depuis le simple grumeau de gelée sans aucune différenciation visible des Amibes inférieures (fig. 19), jusqu'à la cellule éminemment complexe qui forme le corps d'un Infusoire cilié, tous les intermédiaires existent.

Nous pouvons dès à présent indiquer que le corps d'un Protozoaire peut se présenter sous deux états tout à fait différents. Chez les plus inférieurs, il n'existe pas de membrane d'enveloppe, le protoplasma fondamental de la cellule est nu ; la forme du corps n'est pas fixée et varie à chaque instant. Il se produit en effet des émergences transitoires de la masse protoplasmique, qui servent à l'animal soit à se mouvoir, soit à saisir ses aliments. On les appelle des *pseudopodes*.

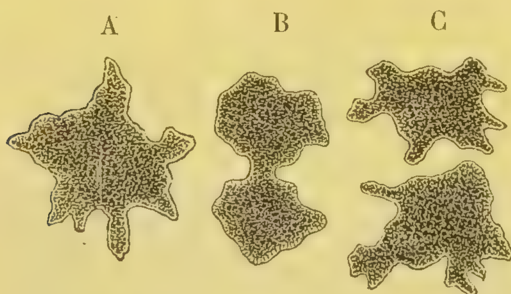


Fig. 19. — *Protamœba primitiva.* — A, l'animal rampant ; B, en train de se diviser ; C, divisé en deux moitiés.

D'autres fois au contraire, la portion externe du protoplasma se différencie en une membrane continue, élastique, plus ou moins résistante, et capable de fixer la forme du corps. Il ne peut plus exister de pseudopodes, et la locomotion se fait à l'aide de *cils vibratiles*, ou de *flagellums*, émergences protoplastiques permanentes qui sont en perpétuel état de mouvement, et produisent le déplacement de l'animal.

Cette différence de structure correspond à peu près à la division qu'on s'accorde généralement à admettre dans les Protozoaires.

Les types à protoplasma nu constituent les RHIZOPODES, les *Gymnomyxa* de Ray Lankester ; les autres, qu'on désigne quelquefois sous le nom de *Plegepodes*, ou CORTIQUÉS de Ray Lankester, comprennent les FLAGELLÉS, les INFUSOIRES et les ACINÉTIENS.

§ 2. — *Morphologie extérieure.*

Morphologie des rhizopodes. — Pseudopodes. Mouvements amiboïdes. — Il est évident que l'on ne peut décrire d'une façon précise la forme du corps que pour les Protozoaires pourvus d'une enveloppe. Les autres présentent, nous l'avons vu, d'incessants changements, par suite de l'émission de prolongements, de *pseudopodes,* qui déforment les contours de la masse protoplasmique. Il résulte de là des mouvements excessivement lents que l'on désigne sous le nom de *mouvements amiboïdes.* Pour les observer, il faut suivre pendant quelque temps au microscope un même Rhizopode, et dessiner son aspect à intervalles réguliers ; on constate ainsi la série de modifications graduelles qu'a présentées le corps de l'animal.

Les pseudopodes sont irréguliers et essentiellement variables. Néanmoins ils peuvent se ramener à deux types principaux. Tantôt ils sont gros, courts, massifs, en forme de verrue (fig. 41); tantôt au contraire, ils sont effilés en filaments très minces, pouvant atteindre jusqu'à cinq ou six fois le diamètre du corps de l'animal.

Le premier type est peu répandu ; on ne le rencontre que dans un ordre des Amibes, les Lobés.

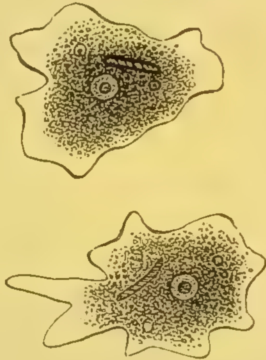


Fig. 20. — *Amœba vulgaris*, vue à deux moments différents.

Ces pseudopodes sont toujours distincts et ne s'anastomosent jamais. Ils sont très peu nombreux et leur forme varie avec la condensation du protoplasma (fig. 20).

Les pseudopodes filiformes sont plus variables. Chez les Amibes, ils sont courts, pointus, et ne s'anastomosent que fort rarement. Chez les Foraminifères, ce sont au contraire des filaments extrêmement longs et minces, ramifiés et anastomosés ; ils atteignent jusqu'à cinq ou six fois la longueur du corps (fig. 21).

Chez les Radiolaires, les pseudopodes sont tous semblables, ils rayonnent autour du corps, quelquefois très régulièrement et peuvent s'anastomoser entre eux (fig. 22). Mais chez les Héliozoaires (fig. 23), ils sont plus différenciés, et ne s'anastomosent que rarement. Leur axe est occupé par un filament médian (*s*), hyalin et gélatineux, qui pénètre dans l'animal à une grande profondeur. Aussi possèdent-ils une certaine rigidité, et une stabilité qu'ils ne montrent pas dans les autres groupes.

Role des pseudopodes. — Les pseudopodes sont toujours par-

courus par un double courant d'aller et de retour que manifestent les mouvements des granulations à leur intérieur. Ils servent à la locomotion de l'animal; celui-ci émet des pseudopodes dans la direction où il veut avancer. Ils s'attachent en un point quelconque, et se raccourcissent ensuite, attirant vers le point fixé toute

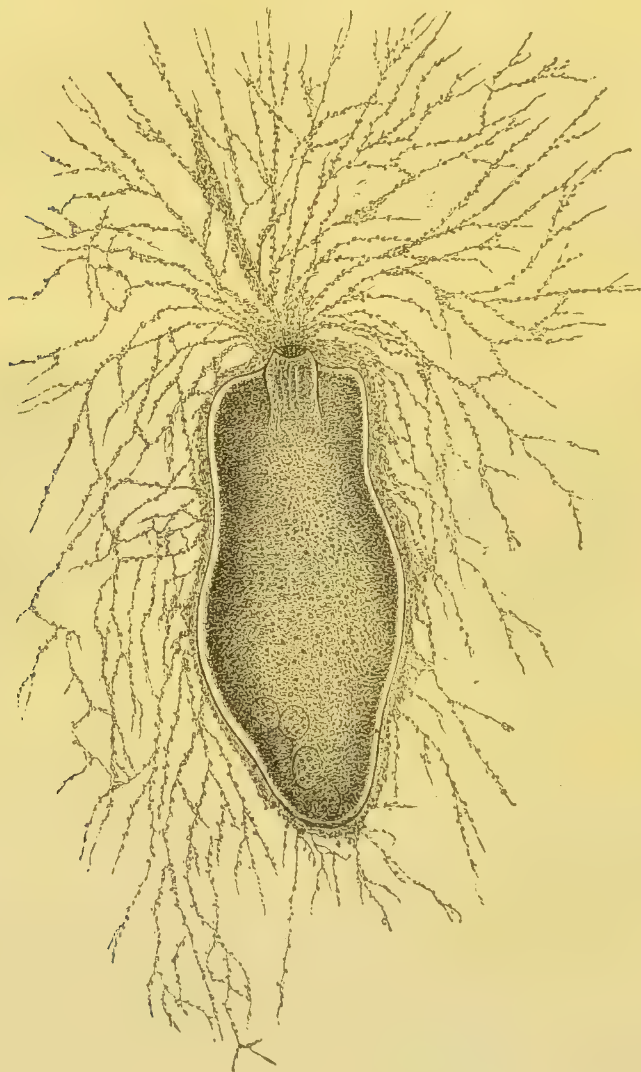


Fig. 21. — *Gromia oviformis.* Duj.

la masse du corps. Les Héliozoaires dont les pseudopodes sont rigides, se meuvent plutôt par une sorte de balancement de ces appendices.

Les pseudopodes servent également à la préhension des aliments. Ils englobent en effet les particules alimentaires et les amènent dans le protoplasma général. C. Vogt et Yung (1) ont

(1) Vogt et Yung. *Anat. comp. prat.*

décrit chez les Héliozoaires dont les pseudopodes ne peuvent agir ainsi, un processus curieux. Lorsqu'un Infusoire a touché un pseudopode, les pseudopodes voisins se recourbent vers lui de façon à le retenir dans une sorte de cage. Puis, l'animal émet du point le plus rapproché de la surface un pseudopode spécial, large, lobé, hyalin, qui englobe peu à peu l'Infusoire et l'entraîne jusque dans l'endosarc.

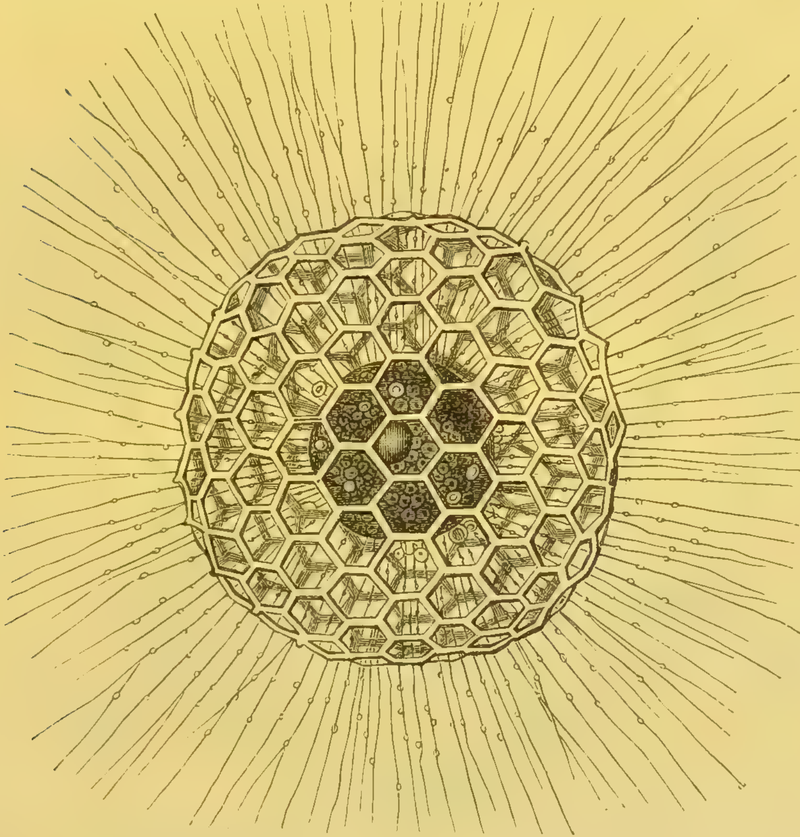


Fig. 22. — *Heliosphæra inermis* Hæck., avec les pseudopodes étalés; au centre la capsule centrale, contenant le noyau (Hæckel.)

Outre les pseudopodes, il existe quelquefois chez les Rhizopodes d'autres émergences protoplasmiques de natures diverses. Les unes paraissent n'être que des pseudopodes modifiés. Tel est le flagellum sarcodique, que présentent quelques Radiolaires Péripylaires de la famille des Discidés, et qui est un ensemble de pseudopodes. Il est contractile, mais dépourvu d'autres mouvements. D'autres émergences semblent au contraire différer des véritables pseudopodes. Telles sont les villosités que possèdent à leur extrémité postérieure certains Amibes nus (1), et qui apparaissent dans les mouvements, surtout pendant la natation.

Morphologie des protozoaires cortiqués. — Les pseudopodes ne peuvent se former chez les Protozoaires pourvus d'une cuti-

(1) Gruber, Z. W. Z., t. XLI, 1885.

cule, et où le corps a une forme fixe. Ils sont remplacés par des organites spéciaux que l'on désigne sous le nom de *flagellums*, de *cils vibratiles*, de *membranes ondulantes*, etc.

Les *flagellums* sont de très longues émergences protoplasmiques, toujours en nombre restreint; le plus souvent il en existe un seul, mais quelquefois on en trouve deux, quatre ou même cinq.

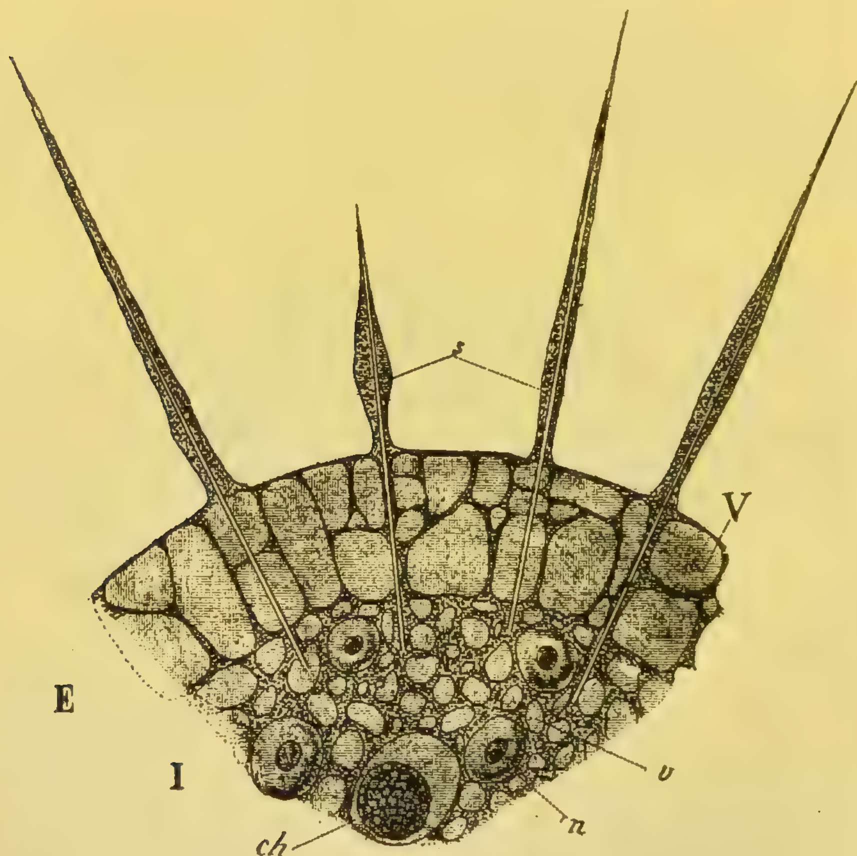


Fig. 23. — Fragment du corps d'*Actinosphærium Eichhorni* Ehrb., vu en coupe optique. — E, zone corticale, avec de grandes vacuoles, V; I, couche externe de la zone centrale, avec de petites vacuoles, *v*; dans cette dernière, on voit des noyaux, *n*, et des grains de chlorophylle, *ch*; *s*, spicules axiaux des pseudopodes, qu'on peut suivre jusqu'à la zone centrale. Gr. env. 500. (Hertwig et Lesser.)

Les *cils* sont au contraire des émergences protoplasmiques très courtes, très nombreuses, et dont la forme varie indéfiniment; on peut concevoir les *membranes ondulantes* comme des agglomérations de pareils cils.

Suivant la présence de flagellums ou de cils, on divise les Protozoaires cortiqués en Infusoires ciliés et en Flagellifères dont nous devons maintenant étudier les diverses formes.

1° Flagellifères. — Le corps des *Flagellifères* est en général recouvert par une membrane. Celle-ci ne manque que dans quelques formes inférieures (constituant la famille des *Rhizomastigines*) qui peuvent dès lors prendre l'état amiboïde. Mais en général une cuticule fixe la forme du corps, d'après laquelle on peut distinguer quatre ordres :

1° Les Flagellés proprement dits, qui possèdent un ou plusieurs flagellums. Leur corps est plus ou moins allongé, tantôt asymé-



Fig. 24. — *Trypanosoma sanguinis.* (Gruby.)



Fig. 25. — *Bodo urinarius* Künstler.

trique (fig. 24), tantôt présentant une sorte de symétrie bilatérale (fig. 25). La cuticule est quelquefois réduite à une simple couche gélatineuse ; mais chez les *Euglènes* elle acquiert une résistance très grande, et se montre comme une substance hyaline, homogène, finement striée.

Les flagellums sont toujours disposés à la partie antérieure du corps. Ils sont en général semblables ; mais quelquefois aussi ils sont différenciés (famille des *Heteromastigodes*), et tandis que l'un est dirigé en avant et sert à la locomotion, l'autre, plus grand, est dirigé en arrière et sert de gouvernail.



Fig. 26. — *Trichomonas vaginalis*. Donné. (KUNSTLER.)

A un ou plusieurs flagellums peuvent encore se joindre d'autres organes locomoteurs; ainsi le *Trichomonas* (fig. 26) possède quatre flagellums et une membrane ondulante.

Les Flagellés sont en en général libres, mais ils peuvent aussi être fixés par un pédoncule et se réunir en colonies arborescentes (*Dendromonas*, *Anthophysa*, *Rhipidodendron*) (fig. 27).

2° Les CHOANOFLAGELLÉS, toujours fixés soit directement, soit à l'aide d'un pédoncule autour duquel tourne constamment l'animal. Le flagellum est à une des extrémités du corps. Il est entouré par une collerette

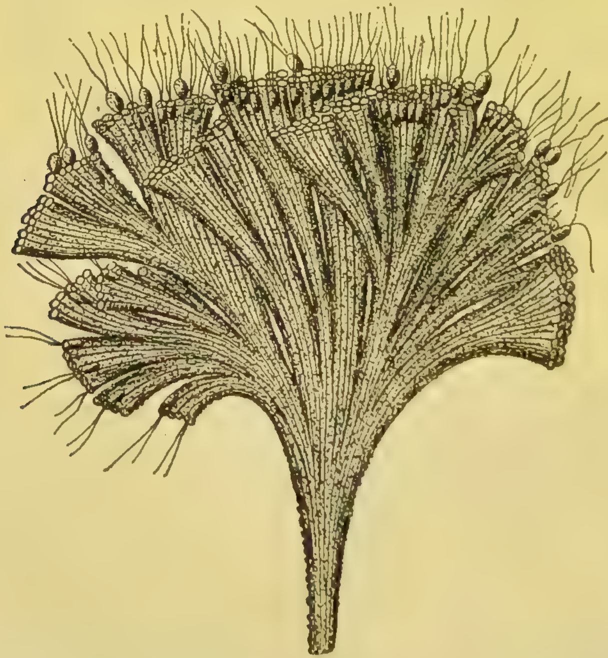


Fig. 27. — *Rhipidodendron splendidum*. Gr. env. 700. (STEIN.)

protoplasmique hyaline en forme d'entonnoir (fig. 28), qui pré-

sente une certaine rigidité, et qui semble jouer un rôle important dans la préhension des aliments.

3° Les DINOFLAGELLÉS dont le corps a une symétrie bilatérale modifiée par une légère asymétrie. Ils présentent une cuticule très dure, analogue, mais non semblable à la cellulose, ne manquant que rarement, très souvent bivalve et percée de pores (fig. 29).

Il existe toujours deux flagellums au moins ; l'un d'eux est dirigé longitudinalement, parallèlement à l'axe du corps ; l'autre, ou, s'il y en a plus de deux, tous les autres sont transversaux.

Quelquefois (groupe des *Adinidiens*) ils sont implantés à la partie antérieure et le flagellum transversal est enroulé autour de la base de l'autre. Mais en général (*Dinifères*) ils sont logés dans deux sillons, l'un longitudinal, l'autre équatorial. Les deux flagellums partent du point d'intersection, le premier s'en va en arrière, et le second latéralement. C'est ce dernier qui est le principal organe de locomotion. Ses ondulations avaient donné longtemps l'illusion d'une bande équatoriale de cils qui avait valu au groupe le nom de *Cilio-flagellés*. Quelquefois le nombre de ces flagellums latéraux se multiplie, et on peut en compter jusqu'à huit logés dans autant de sillons transversaux.

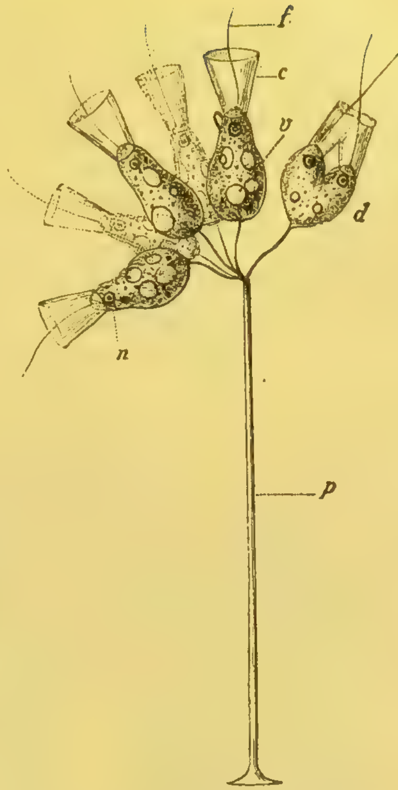


Fig. 28. — *Codosiga Botrytis*. Ehrbg. Colonie moyennement développée. — *p*, pédoncule ; *n*, noyau ; *v*, vésicule contractile ; *c*, collerette hyaline ; *f*, flagellum ; *d*, individu en voie de division longitudinale. Gr. env. 1200. (BUTSCHLI et STEIN.)

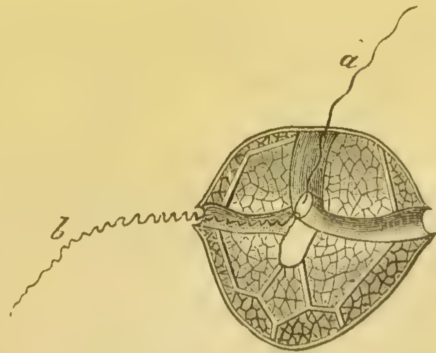


Fig. 29. — *Peridinium tabulatum* Ehrb. — *a*, flagellum longitudinal ; *b*, flagellum transversal. (KLEBS.)

4° Les CYSTOFLAGELLÉS, qui ne renferment que trois genres : *Noctiluca miliaris*, *Lepto-*

discus medusoïdes et *Pyrocystis* découvert par le *Challenger* (1).

Le protoplasma est ici condensé en une masse centrale, d'où rayonnent des filaments ramifiés. Chez les Noctiluques (fig. 30), le corps a la forme d'une pêche, et présente sur un de ses côtés un sillon profond, le *péristome*, occupant le quart du méridien au fond duquel se trouve la bouche (fig. 30 B, *f*). A l'extrémité antérieure du péristome, est un *tentacule* (*a*) enroulé en spirale. En arrière du tentacule et du côté droit, se voient deux petites saillies, la dent (*c*) terminée par trois ou quatre pointes, et la lèvre (*d*) en demi-cercle. Celle-ci porte le flagellum (*e*) extrêmement ténu.

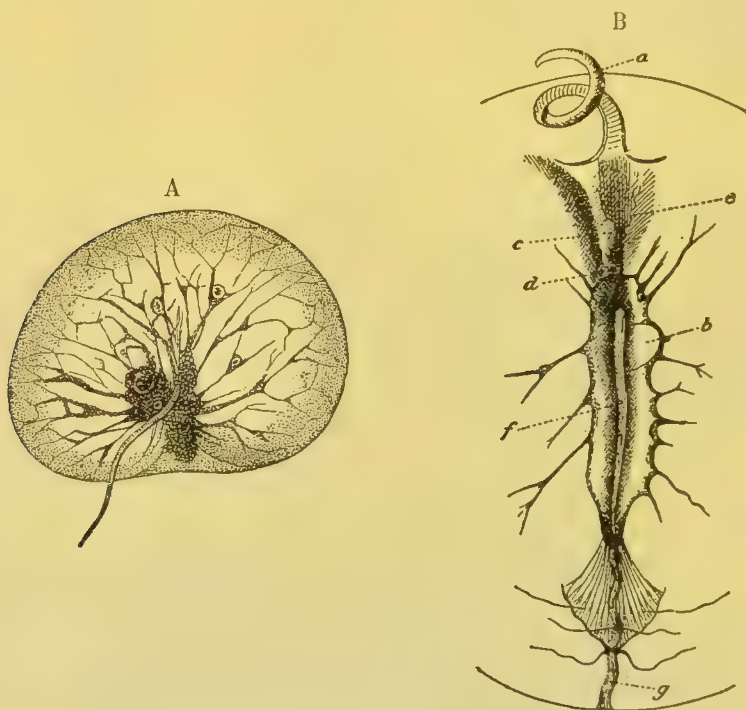


Fig. 30. — *Noctiluca miliaris* Sur. — A. L'animal entier (d'après de Quatrefages). — B, la région du péristome grossie environ 300 fois : *a*, tentacule : *b*, noyau; *c*, dent; *d*, lèvre ; *e*, flagellum ; *f*, fente buccale. (BUTSCHLI.)

La zone extérieure du corps, qu'on a souvent appelée cuticule, ne semble qu'une différenciation du protoplasma. Des filaments protoplasmiques la relient à la masse protoplasmique interne, qui entoure le noyau et qui est toujours placée dans le voisinage du péristome.

2° INFUSOIRES CILIÉS. — La forme du corps des *Infusoires* est essentiellement variable. Ce sont en général des animaux libres, mais quelques-uns peuvent se fixer momentanément par un ap-

(1) CIENKOWSKY, A. M. A., t. VII et IX, 1871, 1873. — POUCHET, *J. de l'An. et de la Phys.*, t. XIX, 1883.

pendice semblable à un pseudopode. D'autres vivent dans des tubes gélatineux dont ils sont indépendants (*Stichotricha*) ou auxquels ils sont attachés. Enfin quelques formes (Vorticelles, etc.) sont portées par un pédoncule sur la nature duquel nous reviendrons.

La forme est toujours fixée par la présence d'une membrane, dont la nature n'est pas connue, mais qui semble différer du protoplasma, dont on peut la séparer en contractant celui-ci par l'alcool ou l'acide chromique. Elle n'est interrompue qu'en un point, la bouche et se replie dans l'œsophage.

C'est cette cuticule qui porte les cils, mais ceux-ci ont leur ori-

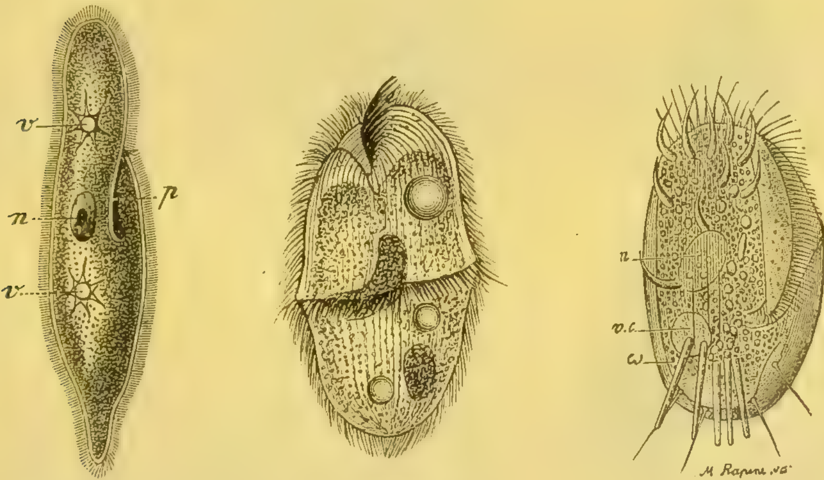


Fig. 31. — *Paramecium aureliæ* O. Fr. Müller. — *n*, noyau; *p*, péristome; *v*, vésicule contractile.
Fig. 32. — *Balantidium coli.* St.
Fig. 33. — *Euplotes Charon* O. Fr. Müller, vu par la face centrale. — *n*, noyau; *vc*, vésicule contractile; ω, place de l'anus. (Claparède et Lachmann.)

gine réelle dans le protoplasma lui-même et ils ne font que traverser la membrane.

Ils ne sont pas tous ténus, comme on les décrit généralement; ils peuvent se transformer en *cirres*, qui ne sont que de gros cils vibratiles, ou en *soies* non vibratiles, mais rétractiles et mobiles. On dirait de véritables pattes articulées dont l'animal se sert pour marcher (fig. 33). C'est encore à une différenciation ou à une agglomération de cils que se ramènent toutes les autres productions décrites sous le nom de rames, de pieds, de crochets, etc.

La disposition de ces organes est très régulière et permet de diviser les Infusoires en quatre ordres :

1° Les Holotriches ont sur tout le corps des cils courts, serrés,

disposés en séries longitudinales et tous identiques (*Paramecium*) (fig. 31).

2° Les Hétérotriches ont un revêtement semblable, mais ils possèdent en outre, partant de la bouche, une bande de grands cils pointus, les *cirres*, formant tantôt une ligne droite, tantôt une spirale (*Stentor*, etc.) (fig. 32).

3° Les Hypotriches ont une face dorsale nue et convexe; leur face ventrale est au contraire aplatie et couverte de cils. Elle présente aussi quelquefois de grosses soies aiguës ou recourbées en crochets, et disposées d'une façon constante dans une même espèce. Elles servent à la marche (fig. 33 et 39 A).



Fig. 34. — *Epistylis Nutans* Ehrb. L'un des individus est épanoui et montre son opercule cilié, ainsi que le vestibule où s'ouvrent la bouche et l'anus; l'autre est rétracté

4° Enfin les Péritriches ont très généralement le corps nu ou muni seulement d'une ou de plusieurs ceintures de cils. De plus, il existe autour de la bouche un ruban spiralé formé de longues soies qui, chez les Vorticellidés, entoure un disque cilié semblable à un opercule (fig. 34).

3° Acinétiens. — Il existe une classe d'Infusoires, qui diffère notablement des Infusoires ciliés par l'absence complète de cils à l'état adulte. Ce sont les Acinétiens ou *Infusoires Suceurs* (1), qui vivent de proie vivante, en général d'autres Protozoaires. Ils sont ordinairement fixés, soit directement, soit à l'aide d'un pédoncule. Quelques-uns cependant sont libres (*Sphærophrya*) et vivent en parasites sur les Infusoires.

Ils ont à de rares exceptions près une cuticule, tantôt molle et flexible, tantôt au contraire très résistante, dont la forme fixe celle de l'animal, et peut être des plus variées. Le pédoncule, quand il existe, n'en est qu'un prolongement.

Les cils n'existent que chez les jeunes. Chez les espèces parasites, ils apparaissent temporairement lorsque l'animal change

(1) Maupas, A. Z. E., t. IX, 1881; — Fraipont, Mém. Acad. Roy. Bruxelles, t. XLIV, XLV, 1877 et 1878.

d'hôte. A leur place apparaissent des organes spéciaux, les *ten-*

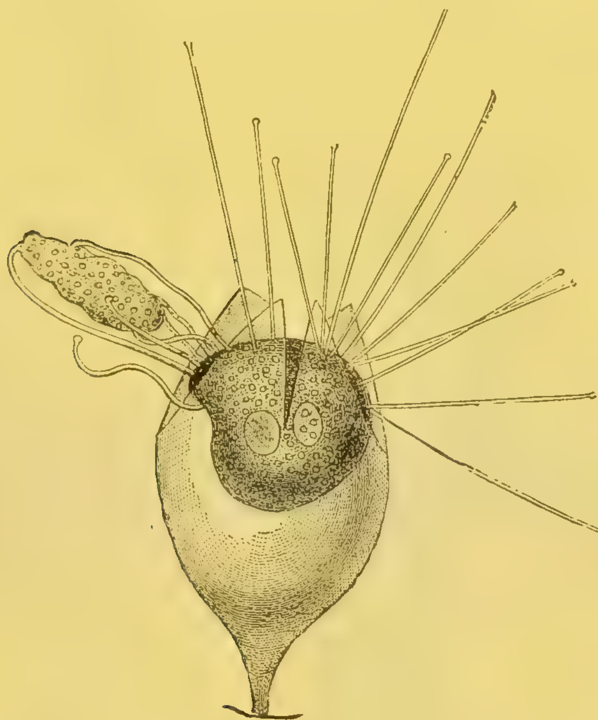


Fig. 35. — *Acineta mystacina* Clap. Lachm, suçant une proie (CLAPARÈDE).

tacules ou *suçoirs*, destinés à capturer et à sucer les proies dont l'être se nourrit (fig. 35).

Ce sont de petites tiges, quelquefois ramifiées (*Dendrocometes*), terminées par une tête en forme d'entonnoir, et dont l'extrémité forme ventouse (fig. 37). Les substances ingérées par ces organes sont portées au corps par des mouvements alternatifs de raccourcissement et d'allongement. Les suçoirs sont généralement rétractiles, et à l'état de repos, on les voit pénétrer jusqu'au milieu du corps de l'animal.

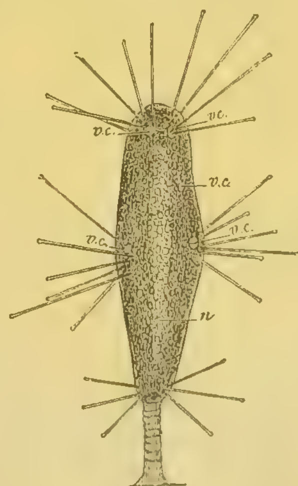


Fig. 36. — *Podophrya elongata*. — *n*, noyau ; *vc*, vésicules contractiles. (CLAPARÈDE et LACHMANN).

Les suçoirs existent souvent seuls (fig. 36). Mais dans certains types comme chez l'*Hemiophrya*, ils sont mélangés à des *filaments préhensiles*, ayant la structure des pseudopodes (fig. 37) ; ils servent à retenir la proie, et à l'amener, par leur rétraction, au contact des suçoirs chargés de la dévorer. Dans certains genres,

réunis dans le groupe des *Actinaires*, ces filaments préhensiles

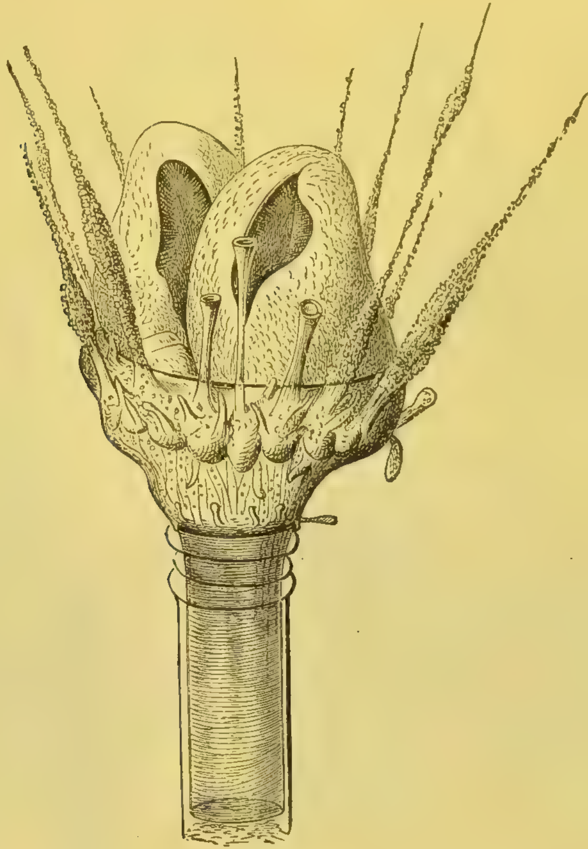


Fig. 37. — *Hemiophrya gemmipara* R. Hertw., avec ses suçoirs et ses filaments préhensiles épanouis. Deux bourgeons sont en formation et présentent une zone de cils vibratiles.

existent seuls, et amènent la proie en se rétractant jusque dans l'intérieur du corps.

§ 3. — *Morphologie interne.*

Différenciation du protoplasma. — Le protoplasma qui constitue le corps des Protozoaires peut avoir les propriétés les plus variables. Il est généralement incolore, transparent et rempli de granulations excessivement fines. Toutefois il peut être coloré soit par un pigment diffus, qui lui donne une couleur uniforme, soit par des granules colorés.

Le premier cas s'observe, parmi les Infusoires, chez le *Stentor cœruleus* coloré en bleu, parmi les Foraminifères, chez quelques Miliolidés bruns, et chez les espèces arénacées des grands

fonds, colorées en vert olive, ainsi que certains *Orbitolites*.

D'autres *Stentor* sont au contraire colorés par des globules (*S. igneus*). En général ces diverses colorations sont dues à l'ingestion de substances alimentaires, et notamment d'algues, qui laissent dans le corps le pigment qui colorait leur protoplasma.

Présence de la chlorophylle dans les protozoaires. — Parfois il existe aussi dans l'intérieur du protoplasma des grains de chlorophylle ; leur présence est constante chez quelques espèces (*Stentor polymorphus*, *S. igneus*, *Ophrydium versatile*, de nombreux Flagellés). Mais sont-ce des algues vivant en parasites, ou plutôt en commensales dans le corps de l'animal? Font-elles au contraire partie intégrante du Protozoaire? c'est ce qui est encore douteux.

On les a vus se diviser à l'intérieur du corps, comme de vraies algues unicellulaires ; mais les grains de chlorophylle conservent aussi toujours dans les cellules végétales une individualité propre, et se reproduisent également par scissiparité.

Cependant, d'après les recherches de Cienkowsky, qui a constaté que leur membrane avait la réaction de la cellulose, et de Brandt, qui les a vus se diviser à l'extérieur du corps, on tend à admettre que ce sont des algues unicellulaires (*Zooxanthella*, *Zoochlorella*) vivant en symbiose avec l'animal, comme cela a lieu dans les Lichens.

Ce qu'il y a de certain, c'est que ces grains ont une remarquable constance, et très souvent dans les espèces voisines de celles qui en possèdent, ils sont remplacés par des grains incolores, ou mélangés avec ceux-ci (1).

Chez les Radiolaires, on rencontre presque constamment un nombre plus ou moins considérable de corpuscules jaunes, d'environ 10 μ. Ils sont connus sous le nom de *cellules jaunes* ou *Zooxanthelles*. Par des réactifs appropriés, on peut y mettre en évidence un noyau. Les recherches de Geddes (2) ont montré que c'étaient encore de véritables algues, vivant dans le Protozoaire, en commensalisme, en symbiose. Ces algues, dont on a fait le genre *Philozoon*, sont analogues à des Diatomées. On les retrouve dans un certain nombre de Cœlentérés.

Diverses zones du corps protoplasmique. — Le protoplasma se divise presque constamment en deux zones : une zone granuleuse interne, l'*endosarc*, une zone externe, hyaline, l'*ectosarc*. Les *Foraminifères* sont les seuls chez lesquels une semblable différenciation n'ait pas été décrite. Chez les *Infusoires*, l'ec-

(1) Voir à ce sujet : Greef, A. M. A., t. V et XI, 1869, 1875. — Hertwig et Lesser, *Id.*, t. X, *suppl.*, 1874. — K. Brandt, *Der Naturforscher*, 1882.

(2) Geddes, *Pr. Roy. Soc. Edimburg*, 1881.

tosarc est immédiatement sous-jacent à la cuticule. On y distingue en partant de l'extérieur : 1° une *couche ciliaire* donnant naissance aux cils, et aux organes analogues qui traversent la cuticule et font saillie au dehors; 2° une *couche contractile*, quelquefois divisée en fibrilles, nettes surtout autour de la bouche; 3° une *couche hyaline*, d'où partent les *trichocystes*, ou organes urticants, que nous étudierons plus loin.

Ces diverses couches sont plus résistantes que l'endosarc. C'est là d'ailleurs un fait qui se retrouve également chez tous les *Rhizopodes* à protoplasma nu.

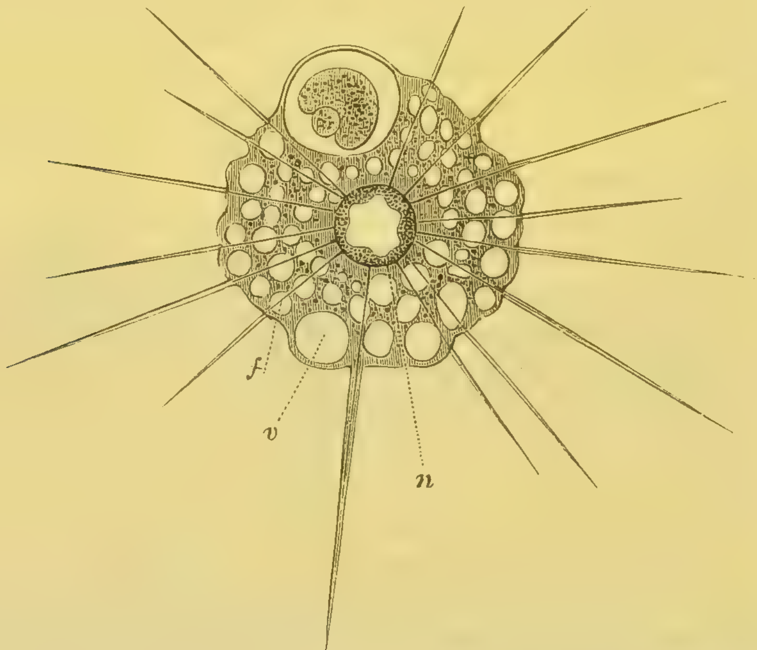


Fig. 38. — *Actinophrys sol.* Ehr. — *f*, fine baguette de sarcode condensé (?) placée dans l'axe du pseudopode; *n*, noyau ; *v*, vacuole.

Chez les Héliozoaires, la différenciation est poussée plus loin (fig. 38). La limite des deux couches est absolument nette. L'endosarc granuleux occupe une place quelquefois excentrique au milieu du corps. Il est bourré de particules alimentaires, et ne présente en général aucune vacuole.

Au contraire, la couche extérieure, l'ectosarc, est constituée presque exclusivement par un tissu vacuolaire parcouru seulement par de petites traînées de protoplasma hyalin. Sous l'influence d'une pression, d'un effort mécanique quelconque, les vacuoles disparaissent, et la couche d'ectosarc devient homogène.

C'est dans les Radiolaires que la différenciation des deux couches protoplasmiques devient le plus complète. L'ectosarc et

l'endosarc sont en effet séparés par une membrane chitineuse, généralement simple, mais double dans certains cas (*Phéodariés*), toujours très mince, le plus souvent sphérique, mais pouvant présenter des déformations plus ou moins accentuées. Elle est percée d'une multitude de trous extrêmement fins, tantôt répartis sur toute la surface (*Péripylaires*), tantôt au contraire disposés par groupes (*Actipylaires*), quelquefois même concentrés sur un seul point, où peuvent apparaître des organes différenciés (*Monopylaires*).

Le protoplasma interne qui, avec la membrane chitineuse, constitue la *capsule centrale*, est finement granulé, pigmenté par de petits corpuscules ; il renferme des vacuoles, pleines d'un liquide hyalin, des gouttelettes d'huile, des cristalloïdes de réserve ou d'excrétion, et, comme nous le verrons tout à l'heure, un ou plusieurs noyaux.

L'ectosarc recouvre immédiatement la membrane qui limite la capsule centrale. C'est une couche de protoplasma hyalin, qui, dans les cas où les pores de la membrane sont localisés, s'amasse en plus grande abondance à leur orifice. L'ectosarc est recouvert lui-même par une couche gélatineuse, transparente, amorphe, invisible dans l'eau de mer. Elle est parcourue par un réseau irrégulier de trabécules protoplasmiques qui naissent de l'ectosarc, et entrent en relation avec un autre réseau protoplasmique superficiel.

L'ectosarc peut dans toutes ses parties contenir des vacuoles. C'est à son intérieur que se trouvent les cellules jaunes dont nous avons parlé plus haut, et qui sont des algues, vivant en symbiose avec le Radiolaire. C'est de l'ectosarc que naissent toujours les pseudopodes.

Noyau. — Comme à l'intérieur de toute cellule, il existe en général dans le corps unicellulaire des Protozoaires un *noyau* ou *endoplaste*.

Cette formation manque cependant chez quelques formes d'Amibes inférieures, pour lesquelles Hæckel avait créé sa classe des *Monères*. Mais ainsi constituée, cette division est tout à fait artificielle ; elle se compose en effet d'êtres réunis sur un caractère négatif, et dont la plupart sont, par leur genre de vie et leur développement, entièrement semblables à d'autres animaux appartenant aux diverses classes de Rhizopodes et ne différant des premiers que par le manque de noyau. Tels sont le *Protamœba*, le *Gloïdium*, tout à fait pareils aux Amibes, le *Protogenes* qui est un Foraminifère nu, sans noyau, à pseudopodes branchus et anastomosés, et beaucoup d'autres. Un très grand nombre doivent

être rapportés aux Myxomycètes, par suite des caractères de leur développement. C'est probablement le cas de la *Protomyxa aurantiaca*, si longtemps considérée comme le type des Monères.

Nous n'adopterons donc pas cette classe ainsi définie.

Les formes non nucléées ne sont d'ailleurs que des exceptions parmi les Protozoaires ; il existe en général un noyau vésiculaire, c'est-à-dire formé d'une masse de nucléoplasma entourée d'une membrane, et dans laquelle la chromatine est disposée de façons très diverses.

Il est très fréquemment arrondi, mais il peut présenter des formes souvent très compliquées. Chez les Radiolaires par exemple, sa forme est en relation avec celle de la capsule centrale (fig. 51) ; dans quelques genres, il présente des prolongements claviformes qui lui donnent un aspect fort irrégulier. Mais c'est chez les Infusoires qu'on trouve les formes les plus étranges. Il est généralement superficiel et placé tout près de la cuticule. Souvent ovale ou rond, il peut avoir la forme d'un ruban allongé (fig. 40) ou enroulé en spirale, ou même la forme d'un chapelet, formé de renflements unis par de grêles pédicules. D'autres fois c'est un fer à cheval, qui peut présenter des prolongements rameux et claviformes.

Typiquement il n'existe qu'un noyau. Mais cette règle présente quelques exceptions. Ainsi certains Infusoires, comme les *Opalinides*, ont un grand nombre de noyaux périphériques. Beaucoup de Radiolaires (Acanthométrides, Cyrtides, etc.), ont plusieurs noyaux au sein de la capsule centrale. Les *Actinosphærium*, parmi les Héliozoaires, peuvent posséder jusqu'à près de quatre cents noyaux. De même, enfin, quelques Amibes ont plusieurs noyaux. Telles sont les *Arcella*, qui en ont deux, les *Pelomyxa*, qui en ont bien davantage.

A l'époque de la reproduction, le nombre des noyaux augmente dans les espèces normalement uninucléées, mais cette augmentation n'a, on le comprend, rien à faire avec la morphologie normale.

Paranucléus. — Le noyau, chez les Infusoires, est presque toujours accompagné d'un autre petit corps en général globuleux, le *paranucléus* ou *micronucléus*, qu'on a quelquefois comparé à tort au nucléole des cellules des Métazoaires.

Tandis que ce dernier est contenu dans le noyau, le paranucléus est toujours distinct du noyau et placé dans son voisinage. C'est, par son origine et sa nature, un corps comparable à un second noyau.

Dans les espèces plurinucléées, comme les *Opalina*, on doit

considérer les divers noyaux supplémentaires comme autant de nucléoles. Quoique, en effet, il en existe en général un seul, il peut y en avoir davantage, jusqu'à vingt-huit chez le *Stentor Rœselii*. Il se multiplie notamment dans le cas des noyaux moniliformes, dont chaque partie a souvent un nucléole spécial. Le noyau et le nucléole ont une fonction mal connue, mais ils paraissent jouer un rôle important lors de la division de la cellule, comme nous le verrons plus tard. Arrivé par ses recherches à cette conclusion inexacte que les Infusoires étaient pluricellulaires, Balbiani avait considéré le noyau comme l'ovaire, et le nucléole comme le testicule; mais les recherches de Bütschli ont démontré l'inexactitude de cette interprétation, que Balbiani a lui-même dû abandonner.

Appareil de soutien, squelette. — Le corps des Protozoaires

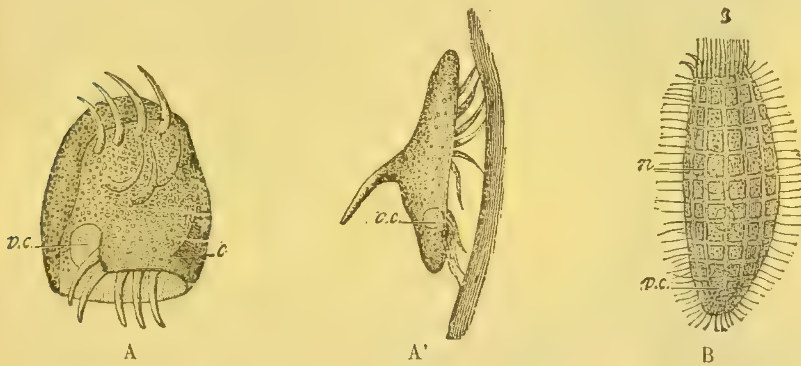


Fig. 39. — A et A'. *Aspidisca turrita* Ehrb : *o*, bouche; *vc*, vésicule contractile. — B. *Coleps hirtus* Ehrbg. (Claparède et Lachmann.)

est fréquemment soutenu par des formations résistantes, destinées soit à l'abriter, soit à fixer sa forme.

Ce n'est quelquefois qu'une différenciation de la couche superficielle du protoplasma. La cuticule des Protozoaires Cortiqués rentre dans ce cas. C'est en général une mince membrane transparente, qu'on peut isoler par macération du protoplasma fondamental et que traversent les cils issus de l'ectosarc. Dans quelques types, la consistance de cette cuticule augmente beaucoup; elle peut alors être considérée comme un véritable appareil squelettique (carapace des *Dinoflagellés*), qui peut prendre la forme soit d'une carapace bivalve (*Acineta*, quelques Hypotriches), soit d'un assemblage de plaques polygonales juxtaposées (*Coleps*) (fig. 39), etc.

Plus souvent, le corps protoplasmique sécrète un appareil particulier et distinct. Quelquefois, c'est un simple pédoncule supportant l'animal, ou le reliant à la colonie dont il fait partie.

Chez les Flagellés par exemple, le *Physomonas* est fixé par un pédoncule calcaire, qui s'attache entre les deux flagellums. Il en est de même dans *Cladomonas*, mais ici le pédoncule va s'attacher à un autre individu, de façon qu'il se forme une colonie.

Plus généralement, il se constitue un tube, ou une enveloppe temporaire ou permanente, où se loge l'individu. Ce fait existe aussi bien chez les Infusoires (*Stentor*, fig. 40, *Rhipidodendron*) que chez les Flagellés. Mais c'est surtout chez les Protozoaires nus, que les formations squelettiques sont bien développées. Elles s'y présentent sous deux formes : la première, qu'on rencontre chez les *Amibes* et les *Foraminifères*, consiste en un test continu, chitineux ou calcaire, dont la forme se rapproche quelquefois tellement de la forme des coquilles de Mollusques, que d'Orbigny rangeait les Foraminifères parmi les Céphalopodes. La seconde forme se montre au contraire chez les *Héliozoaires* et les *Radiolaires* ; elle ne constitue en général pas une coquille complète, et se compose d'un ensemble de spicules réunis les uns aux autres. Cette dernière forme est à peu près toujours siliceuse.

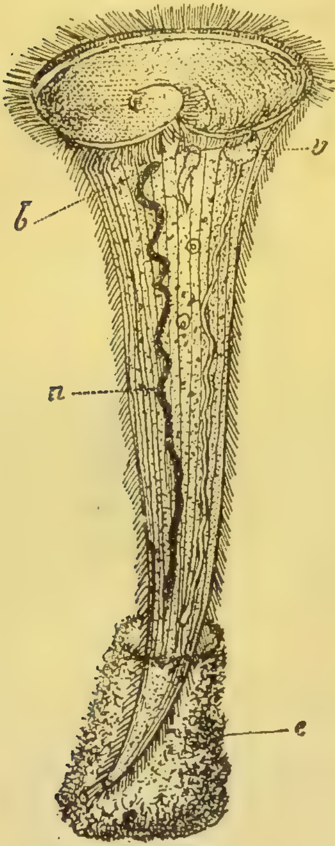


Fig. 40. — *Stentor Rœselii* St. — *b*, bouche ; *n*, noyau ; *v*, vacuole contractile ; *e*, étui sécrété par l'animal, et au fond duquel il se fixe par les cils de son extrémité postérieure (Stein).

Squelette des amibes. — Le test des *Amibes* est peu différencié ; il est formé presque entièrement d'une couche de chitine (fig. 41), sur laquelle viennent quelquefois (*Difflugia*) s'accoler des matériaux étrangers (sable, carapaces de Diatomées, etc.). Elle présente souvent des ornements, qui la font paraître comme formée de plaques juxtaposées (fig. 41 B). Très souvent, elle s'imprègne de silice (*Euglypha*).

Sa forme est généralement celle d'un sac ouvert à l'une de ses extrémités. Mais elle est extrêmement variable et peut être hémisphérique (*Arcella*) ou même enroulée en spirale. Elle présente un seul orifice, très rarement deux orifices opposés, donnant issue au protoplasma intérieur.

Test des Foraminifères. — Un certain nombre de *Foraminifères*

ont également un test chitineux. Ils forment la famille des *Gromiidés*, et la chitine qui les recouvre peut être nue ou incrustée de corps étrangers. Le protoplasma s'échappe par l'ouverture de cette enveloppe, et se répand sur sa surface en émettant des pseudopodes dans toutes les directions (fig. 21, p. 82).

D'autres, les *Lituolidés*, se forment un test à l'aide de grains de sable ou, dans certaines espèces, de spicules d'éponges et de débris d'autres tests. Ces matériaux sont agglutinés au moyen d'un ciment chitineux, ou plus généralement d'un mélange d'oxyde de fer et de carbonate de chaux. Les tests ainsi consti-

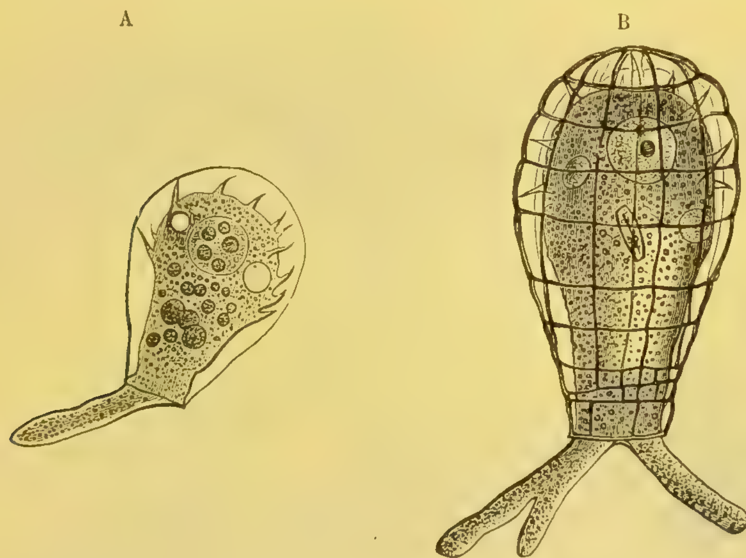


Fig. 41. — A. *Hyalosphenia lata.* — B. *Quadrula symetrica.*

tués sont en général rugueux, mais ils peuvent aussi avoir un aspect porcelané.

Dans la plupart des cas, l'animal se sécrète de toutes pièces un squelette calcaire, mais où la chitine joue toujours un grand rôle.

Qu'il soit calcaire ou arénacé, le test des Foraminifères peut présenter deux structures très différentes. Chez la plupart des coquilles arénacées, et chez les Miliolidés, le test est formé d'une couche compacte, homogène, ininterrompue, parfois de deux couches distinctes, superposées, mais toujours continues. Les autres groupes à coquille calcaire ont au contraire le test criblé d'une multitude de canalicules extrêmement fins, qui font communiquer les loges entre elles et qui mettent en relation l'intérieur des loges avec l'extérieur. Ces canalicules peuvent être droits et normaux à la surface du test, ou au contraire, notamment dans les types à coquilles épaisses, ramifiés et anastomosés.

La présence ou l'absence de ces canalicules entraîne des

différences notables dans le genre de vie de l'animal. Chez les espèces à test continu, le protoplasma ne communique avec l'extérieur que par un orifice unique, d'où partent la majeure partie des pseudopodes (fig. 42 A). Au contraire, dans les espèces à test perforé, le protoplasma s'échappe par tous les pores, et les pseudopodes rayonnent de toute la surface du corps (fig. 42 B). Ceci ne constitue pas d'ailleurs une opposition absolue, car même

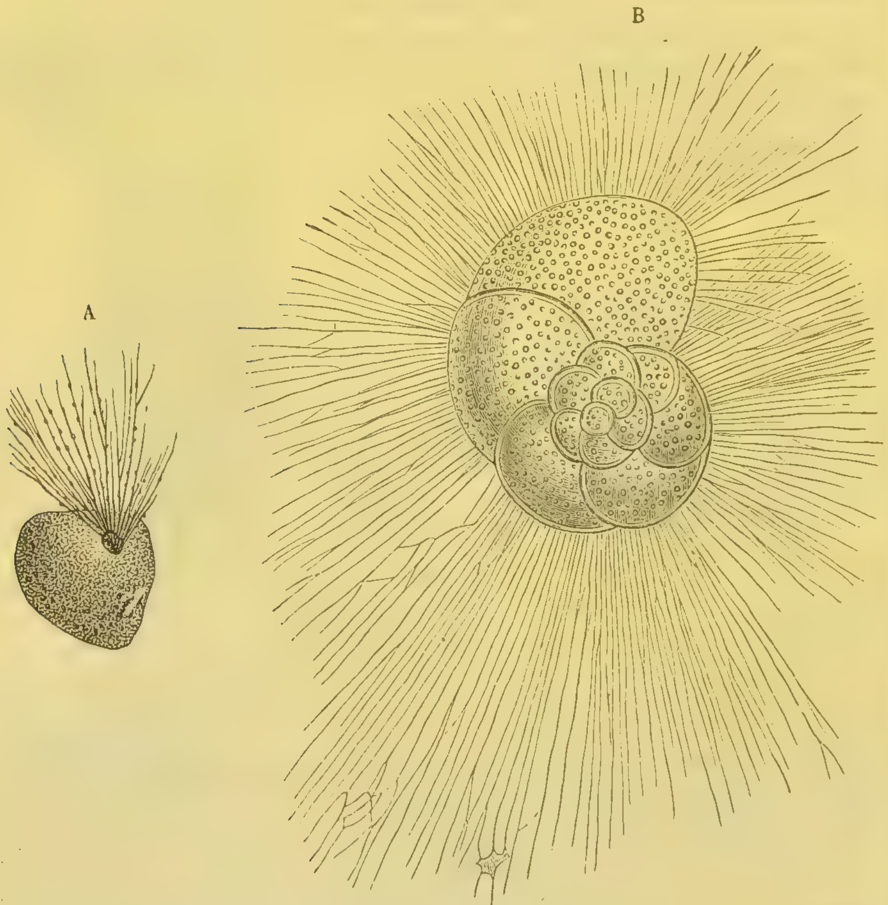


Fig. 42. — Test des Foraminifères. — A, Imperforés. *Squamulina lævis.* — B, Perforés. *Discorbina globularis.*

dans les premiers, le protoplasma peut se répandre à l'extérieur, de façon à recouvrir toute la coquille, et à donner partout des pseudopodes. C'est ce que montre la figure 21 (p. 82), qui représente un Foraminifère Imperforé. Toutefois, on s'accorde à baser sur ce fait la grande coupure des Foraminifères, qui se divisent dès lors en *Perforés* et *Imperforés*.

L'étude de la morphologie de la coquille offre un grand intérêt, et c'est sur elle que reposent toutes les classifications qui ont été proposées pour le groupe qui nous occupe. Les variétés de

forme qu'elle peut présenter sont infinies, au point qu'on est obligé, à l'heure actuelle, de renoncer à établir des espèces et des genres délimités, et qu'on se contente de distinguer un certain nombre de types tranchés, d'où rayonnent des séries ininterrompues de formes dérivées.

La coquille peut être formée d'une seule loge, ou être au contraire divisée par des cloisons incomplètes en plusieurs loges communiquant entre elles. Dans le premier cas, la coquille est *monothalame ;* elle est *polythalame* dans le second. Il ne faudrait pas conclure de ce fait, comme on l'a fait quelquefois, que les tests polythalames se rapportent sûrement à des Foraminifères coloniaux. Il n'existe, en effet, souvent qu'un seul noyau, et même quand il en existe plusieurs, il n'y a pas forcément un rapport entre leur nombre et celui des loges.

Les tests monothalames peuvent présenter toutes les formes



Fig. 43. — *Cornuspira foliacea* Phill. — A, test vu de face ; B, vu de profil (Williamson).

Fig. 44. — *Gaudryana siphonella.*

Fig. 45. — *Quinqueloculina maria.*

imaginables, celle d'une sphère (*Orbulina*), d'une lentille, d'une bouteille (*Lagena*), d'un tube spiralé (*Cornuspira* (fig. 43), *Spirillina*), etc.

Les tests polythalames ne sont pas moins variés. Quelquefois chacune des loges constituantes a exactement la forme d'un test monothalame connu ; ainsi les *Nodosaria* sont formées d'une série de loges successives, dont chacune est identique à une *Lagena.* Peut-être dans ce cas est-on en droit de considérer la première forme comme une forme coloniale directement dérivée de la seconde. Les loges successives se disposent à la suite les unes des autres soit en ligne droite, soit en ligne un peu arquée (*Nodosaria*), soit sur deux rangs juxtaposés (*Textularia*) (fig. 44), soit enfin, et le plus souvent, suivant une spire plus ou moins compliquée. Dans ce dernier cas, il arrive assez souvent que, les loges allant en croissant constamment, les plus récentes recouvrent celles précédemment formées et les cachent complètement. Le

groupe des Miliolidés est particulièrement intéressant à étudier.

Fig. 46. — Dimorphisme des Foraminifères. — I_A et I_B, *Biloculina Murrhyna*, Schwager, formes A et B. — II_A et II_B, *Triloculina trigonula* d'Orb., formes A et B. — III_A et III_B, *Pentellina saxorum*, d'Orb. — *s*, microsphère et mégasphère; A, B, C, D, E, directions successives des plans de symétrie; I, II..., loges successives (Munier Chalmas et Schlumberger).

La *loge initiale* (fig. 46, *s*) est toujours une loge sphérique, pré-

sentant une ouverture, par où s'échappe le protoplasma. Quand celui-ci a atteint un volume suffisant, il se forme une seconde loge (I) attachée à la loge initiale, et présentant un orifice diamétralement opposé au premier. Le processus se continue de la sorte par formation de loges successives, l'ouverture de la dernière loge se trouvant alternativement en haut et en bas. Mais à partir de la troisième loge, trois cas peuvent se présenter. Dans la *Biloculina*, celle-ci se place dans le même plan que la première, de l'autre côté de la loge initiale. Toutes les loges sont disposées alors suivant une spirale ordinaire, où chacune occupe la moitié d'un tour de spire (fig. 46, IA). Il n'y a à chaque instant que deux loges visibles. Chez les Triloculines (fig. 46, IIA) et les Quinqueloculines (fig. 46, IIIA), la troisième loge se dispose à 120° ou à 144° de la seconde et ainsi de suite, l'angle formé par deux loges successives restant constant. Il y a alors trois ou cinq séries radiales de loges, dans chacune desquelles la dernière loge formée est seule visible.

Jusqu'ici nous avons supposé que le test des Foraminifères pouvait être assimilé à un tube continu, ou divisé en loges par des cloisons internes. La complication peut être bien plus grande.

Les loges peuvent être disposées en séries transversales, s'ajoutant les unes aux autres (*Peneroplis*) et aboutissant à la formation d'un disque (*Orbitolina*).

Pour expliquer les formes les plus compliquées (*Alveolina*, *Nummulites*), on peut imaginer qu'un ruban, comprenant sur une même coupe transversale plusieurs rangs de loges, tant en largeur qu'en hauteur, s'enroule en spirale, en recouvrant ou non les parties déjà existantes.

Toutes les loges communiquent entre elles soit par un large orifice, soit par une multitude de pores. Lorsque l'épaisseur des parois devient plus grande, les pores sont remplacés par un réseau de canalicules qui permet au protoplasma de pénétrer toute l'épaisseur du squelette et de s'épancher à l'extérieur.

En outre, la loge terminale ou la série des loges terminales s'ouvre en général à l'extérieur par un orifice relativement large, la bouche. Elle est quelquefois simple, souvent munie d'une fourche en forme de T, quelquefois d'un opercule criblé de trous ou *trématophore* (Miliolidés fossiles). La bouche peut manquer quelquefois.

La loge initiale, qui généralement est entourée par toutes les autres, mérite maintenant d'appeler notre attention.

Un certain nombre de Foraminifères, notamment les Miliolidés étudiés par Munier-Chalmas et Schlumberger, donnent lieu à cet égard à une observation bien remarquable. Il existe en effet dans

une même espèce deux sortes d'individus : chez les uns, la loge initiale est très grande, on l'appelle *mégasphère;* chez les autres, elle est au contraire extrêmement petite, c'est une *microsphère.* Dans les deux types la disposition des loges est de plus assez différente : dans les individus à mégasphère, les loges successives prennent tout de suite la disposition définitive de deux, trois ou cinq séries, suivant qu'on a affaire à une Biloculine, à une Triloculine, ou à une Quinqueloculine. Dans les individus à microsphère, au contraire, les loges centrales sont toutes disposées comme dans une Quinqueloculine, et ce n'est que plus tard que la disposition suit la règle spéciale aux différents genres.

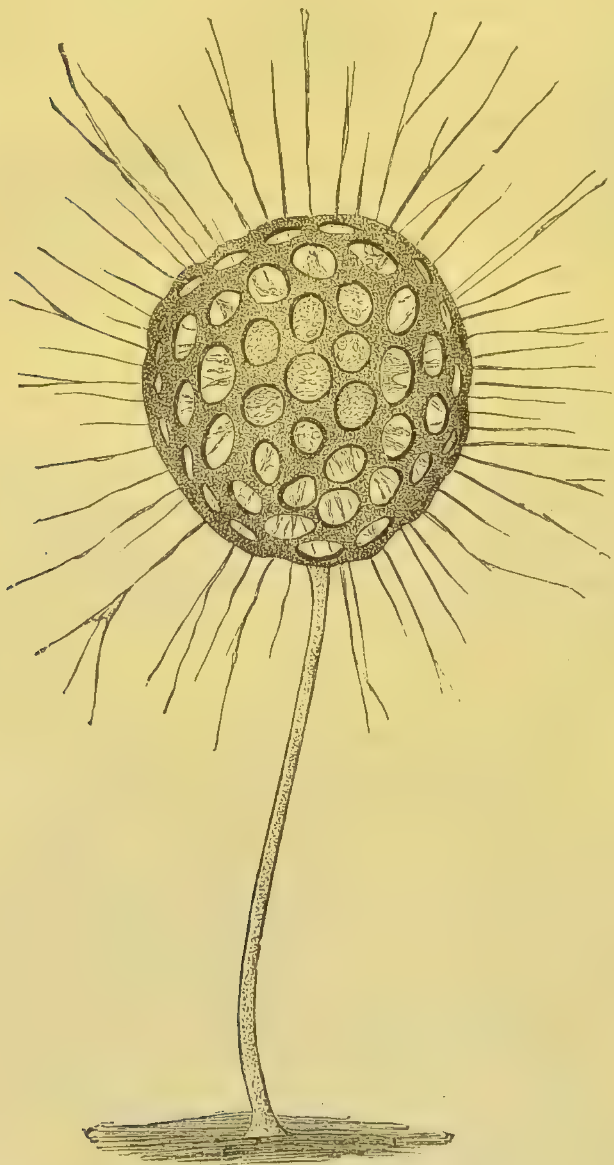


Fig. 47. — *Clathrulina elegans*, Greef.

Les deux formes ne sont reliées par aucun intermédiaire, et on est réellement en présence d'un véritable *dimorphisme.* Un pareil état se retrouve chez les Nummulites et d'autres Foraminifères; on en connaît mal la signification.

Toutefois, comme la microsphère ne se rencontre jamais que chez de grands individus, on a proposé d'admettre que les formes à microsphère représentaient une phase ultérieure du développement; les loges internes de disposition quinqueloculinaire ne se produiraient que quand l'animal a acquis déjà une certaine taille.

Squelette des Héliozoaires. — Les *Héliozoaires* et les *Radiolaires* ne présentent jamais, comme les Foraminifères, de test continu et pouvant être assimilé à une coquille. Leur squelette est constitué en général par des spicules siliceux, ou par un ensemble compliqué de sphères grillagées et de longs spicules rayonnants, de la plus grande élégance.

Parmi les Héliozoaires, quelques-uns (Aphrothoraca) sont dépourvus de squelette proprement dit (*Actinosphærium*, *Actinophrys*, etc.), à moins que l'on ne veuille considérer comme une formation de cette nature les filaments axiaux qui courent tout le long des pseudopodes et qui présentent parfois, en effet, une grande solidité.

D'autres (les Chlamydophora) sont enveloppés d'un squelette gélatineux, homogène, ou hérissé de pointes qui semblent être de nature siliceuse (*Heterophrys*).

Enfin dans les deux autres groupes d'Héliozoaires, le squelette est nettement siliceux. Celui-ci se présente parfois (Desmothoraca) sous la forme d'une sphère percée de larges trous, par où passent les pseudopodes ; elle peut être libre ou portée par un pédoncule siliceux (*Clathrulina*, fig. 47).

Mais le plus souvent (dans les Chalarothoraca), il est constitué par des éléments isolés, probablement unis entre eux par une substance organique, et ayant la forme soit de petites sphères siliceuses (*Hyalolampe*), soit de spicules tangentiels (*Raphidiophrys*) ou radiaires (*Acanthocystis*).

Squelette des Radiolaires (1). — C'est surtout dans le groupe des Radiolaires que le squelette présente sa plus grande complication. Il ne manque que très rarement (*Thalassicola*) (fig. 48). Il est tantôt siliceux, tantôt formé d'une substance spéciale, l'*acanthine*, assez analogue à la chitine. A cette différence dans la composition, correspondent des différences de forme assez grandes.

Les squelettes à acanthine ont pour type fondamental une sphère treillissée (fig. 49), traversée par 20 piquants très régulièrement disposés, et pénétrant jusqu'au centre. Il peut exister plusieurs sphères concentriques (fig. 50), ou au contraire les sphères peuvent se réduire à quelques portions unissant les piquants. Elles peuvent même disparaître complètement. Le test se réduit alors à de longs spicules rayonnants (fig. 53).

La disposition des squelettes siliceux est beaucoup plus irrégulière et beaucoup plus variable. Ils ont la forme de casques

(1) Bütschli, *Beiträge zur Kenntniss der Radiolarienskelette*, Z. W. Z., t. XXXVI, 1881.

(fig. 51), de grilles, de corbeilles, et leurs spicules offrent la plus

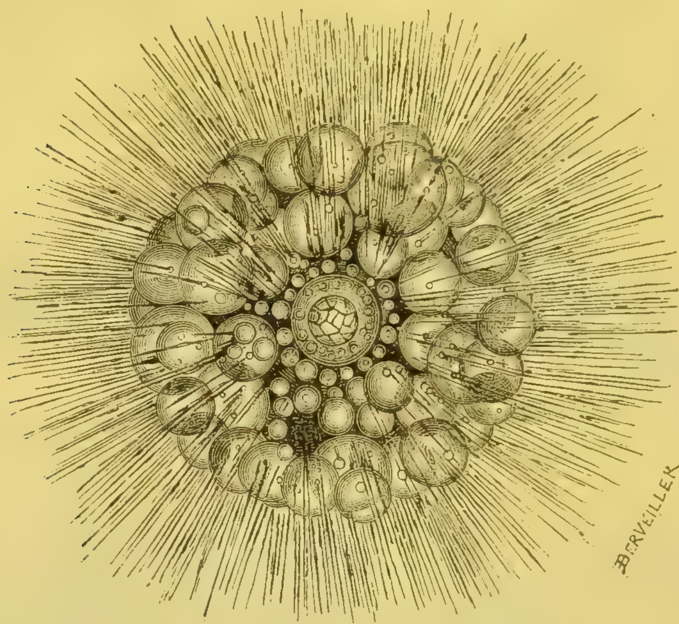


Fig. 48. — *Thalassicola pelagica*, Hæckel.

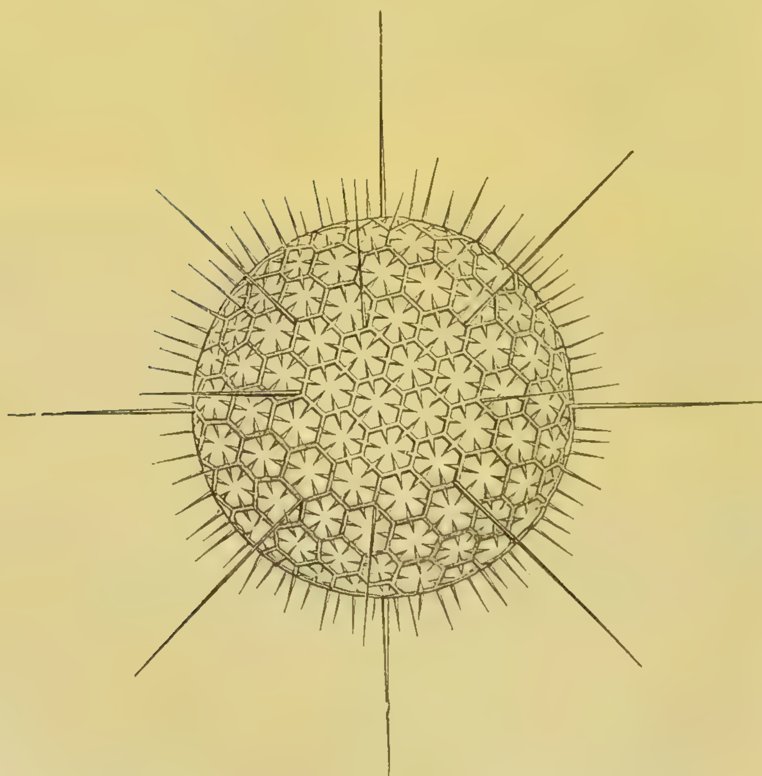


Fig. 49. — Squelette d'*Heliosphæra elegans*, Hæck.

grande variété, tantôt minces, tantôt très épais, tantôt cylin-

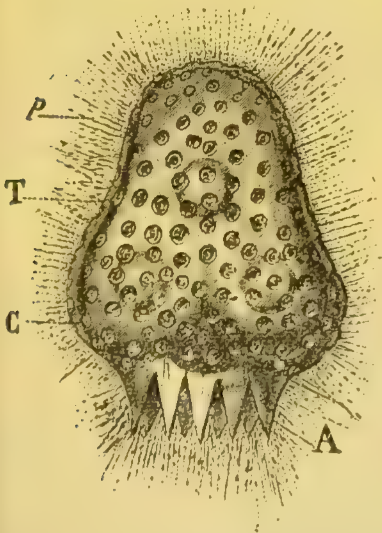
driques, tantôt armés d'épines plus ou moins ramifiées qui donnent à l'ensemble un aspect des plus compliqués.

Dans quelques cas enfin (quelques *Phæodariés*), le test se présente sous la forme d'une coquille porcelanée (fig. 52).



Fig. 50. — Squelette d'*Actinomma asteracanthion*, Hck., formé de trois sphères concentriques, unies par six gros spicules rayonnants (les deux premières sphères ont été partiellement enlevées) (Hæckel).

Fibrilles contractiles. — Si nous entrons un peu plus avant dans l'étude des Protozoaires, nous serons frappés de la complication que peut présenter leur organisme, réduit cependant à une simple cellule. Tandis que chez les Métazoaires la division du travail se fait par différenciation des cellules en éléments doués de propriétés



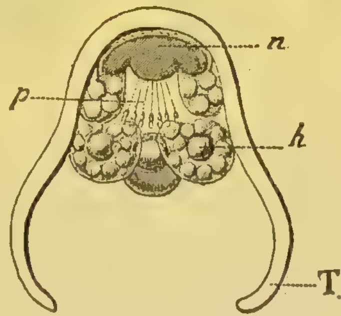


Fig. 51. — *Carpocanium Diadema*, Hck. — A. L'animal entier, avec ses pseudopodes étalés, *p*. A l'intérieur du test, T, se voit la capsule centrale trilobée, C. — B. Capsule centrale de l'animal rétracté : T, test, vu en coupe optique ; *n*, noyau ; *p*, champ poreux ; *h*, gouttelettes graisseuses. Gr. env. 500. (A, d'après Hæckel ; B, d'après Hertwig.)

distinctes, chaque élément se transformant d'ailleurs tout entier,

l'élément anatomique qui constitue le Protozoaire ne reste pas identique dans toutes ses parties. Nous en avons déjà la preuve dans la présence, chez un certain nombre d'entre eux, de filaments contractiles, jouissant de propriétés semblables à celles des fibrilles musculaires, et remplissant le même rôle dans la vie de l'être.

On a décrit chez les Radiolaires de pareilles fibrilles. Elles sont disposées par groupes autour des piquants, auxquels elles s'attachent par une de leurs extrémités (fig. 53). Par l'autre elles plongent dans le protoplasma extra-capsulaire dont elles ne sont qu'une différenciation. Leur rôle est d'étendre ce protoplasma, qui vient ainsi former une gaîne autour de chaque piquant. A la mort de l'animal, ces fibres, qui sont tout à fait constantes, se détachent du piquant en restant adhérentes au protoplasma, et entourent la base du spicule comme une touffe de cils. On n'a décrit ces fibrilles que dans les Radiolaires à squelette d'acanthine.

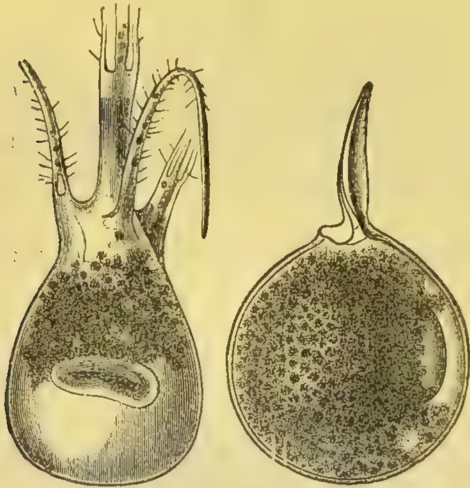


Fig. 52. — *Challengeria*.

C'est chez les Infusoires que les formations contractiles atteignent leur plus grand développement. Chez tous d'ailleurs, l'ectosarc est éminemment contractile, mais des fibrilles pseudo-musculaires apparaissent dans le sein de cette couche externe, et jouissent plus particulièrement de cette propriété. Elles ont été étudiées surtout sur les *Stentors* et les *Vorticelles*, où elles constituent de fines stries parallèles. Elles sont constituées, suivant les recherches d'O. Schmidt, par une substance transparente et pigmentée, semée de nombreuses granulations. On les rencontre surtout chez les *Holotriches* et les *Hétérotriches*, mais parfois aussi dans les deux autres groupes.

Le pédoncule des Vorticellidés est constitué par un tube creux, prolongement de la cuticule, renfermant un muscle dépendant de l'ectosarc (fig. 54). Ce muscle tantôt unique pour toute la colonie (*Zoothamnium*), tantôt interrompu à chaque bifurcation (*Carchesium*), est formé de fibrilles longitudinales qui se rattachent aux muscles du corps ; il ne se présente nullement comme un ruban aplati, comme l'avaient décrit Kölliker et Stein. Le pédoncule est dès lors rétractile chez tous les Vorticellidés, sauf chez l'*Epistylis* où le muscle manque.

TRICHOCYSTES (1). — Chez un certain nombre d'Infusoires, existent parfois, mélangés aux cils, des organites bien curieux. Ce



Fig. 53. — *a. Acanthometra pellucida* J. Müll, avec ses spicules partant du centre dans diverses directions, et entourés à leur base par une gaîne d'ectosarc. Endosarc rempli de zooxanthelles. A la base des spicules, fibres pseudo-musculaires contractées. En *b*, elles sont saillantes (*Acanthometra tetracopa*) (HERTWIG).

Fig. 54. — *Carchesium Epistylis*, Ehrb. — *n*, noyau ; *o'*, bouche ; *o*, œsophage ; *vc*, vésicule contractile ; à l'intérieur du pédoncule, le muscle rétracteur (STEIN).

sont de petites baguettes considérées autrefois comme des organes de tact, mais que l'on doit plutôt regarder comme des appareils urticants, analogues aux nématocystes que nous décrirons

(1) MAUPAS, *A. Z. E.*, 2e série, t. I. — GÉZA ENTZ., *M. S. Neapel.*, t. V, 1884.

chez les Cœlentérés et chez quelques Plathelminthes. Bütschli les a mises en évidence et a montré leur propriété urticante dans l'*Epistylis flavicans*. On leur donne le nom de *trichocystes*.

Digestion (1). — La préhension des matières alimentaires se fait presque toujours, comme nous l'avons vu, par l'intermédiaire des pseudopodes ou des organes de locomotion, qui cumulent en général les deux rôles. Il nous reste à voir comment s'effectue le travail digestif. Chez les Rhizopodes, l'ingestion se produit en un point quelconque du corps par la coalescence de deux pseudopodes, qui englobent les particules alimentaires, et avec elles une portion de l'eau extérieure; celle-ci forme autour des matières alimentaires une vacuole liquide, qui persiste pendant tout le temps de leur séjour au sein de la masse protoplasmique. Les particules alimentaires ne pénètrent jamais ni dans le test des Foraminifères ni dans la capsule centrale des Radiolaires; elles sont digérées par le protoplasma extérieur.

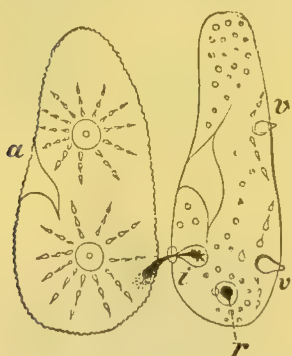


Fig. 55. — Schéma de deux *Paramecium Aurelia* Ehrb. — *a*, bouche; *i*, anus, par où une particule non assimilable est rejetée; *r*, particule alimentaire dans sa vésicule. — Dans la figure de gauche, les deux vésicules contractiles montrent leurs rayons; dans celle de droite, elles montrent en *v* l'expulsion du liquide intérieur.

Chez beaucoup de Flagellés, notamment chez les Choanoflagellés, où les matières étrangères sont absorbées, puis rejetées à travers le protoplasma hyalin qui constitue la partie supérieure de l'entonnoir, l'ingestion, encore d'ailleurs mal étudiée, semble se faire par un procédé peu différent de ce que nous ont présenté les Rhizopodes.

Chez les Infusoires ciliés il y a au contraire, en général, une bouche et un œsophage distincts (fig. 55).

La bouche ne manque que chez les *Opalina*, qui vivent en parasites externes sur les Poissons d'eau douce. Dans d'autres cas, elle n'est visible qu'au moment du passage des aliments (*Amphileptus*). Mais le plus souvent elle existe, toujours visible, parfois à l'extrémité antérieure, généralement sur le côté, sous la forme soit d'une fente, soit d'une ouverture ronde, large, et toujours béante chez les *Vorticelles*.

Elle est en relation avec un tube nommé œsophage, le long duquel la cuticule se recourbe, pour lui former un revêtement. La bouche est toujours entourée de bandes de longs cils (fig. 56)

(1) Le Dantec, *Bull. Sc.*, t. XXIII, 1891.

qui battent puissamment l'eau ambiante, et déterminent un tourbillon, qui pousse dans l'œsophage les matières solides suspendues dans le liquide. L'eau presse sur le protoplasma placé au fond de l'œsophage, le déprime, et bientôt les bords de la dépression ainsi produite s'affrontent de nouveau, en englobant une goutte d'eau, tenant en suspension des particules. Celles-ci sont donc encore placées au milieu d'une vacuole hyaline qu'Ehrenberg avait crue permanente et avait prise pour un estomac. Plusieurs de ces vésicules se forment successivement. Dans certaines espèces, elles se répandent au hasard dans la masse protoplasmique; mais dans d'autres, perfectionnées à ce point de vue, elles suivent un chemin sensiblement régulier et constant. Trompé par cette dernière observation, Ehrenberg avait cru pouvoir décrire un appareil digestif, avec une série d'estomacs successifs. Il n'en est rien, les vésicules sont toujours transitoires.

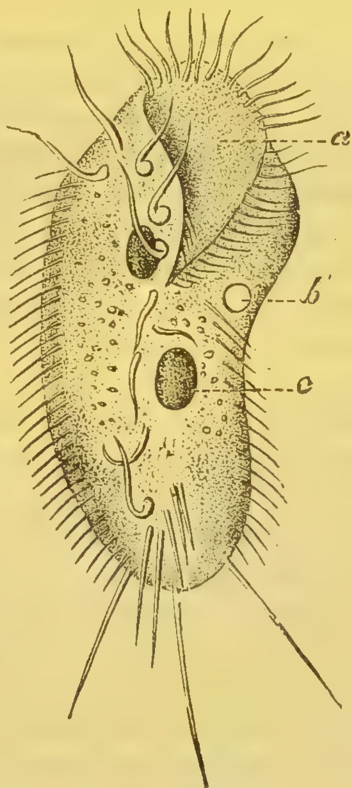


Fig. 56. — *Stylonychia mytilus*, Ehrb. — *a*, péristome; *c*, nucléus; *b*, vacuole contractile (Stein).

Dans tous les cas observés par Le Dantec, les vésicules sont le siège de la sécrétion d'un acide fort, qui paraît le même pour toutes les espèces, mais dont la production est plus ou moins rapide. Il se produit en même temps une ou plusieurs diastases, qui digèrent les albuminoïdes, brunissent la chlorophylle, mais n'ont aucune action sur les graisses ni même sur l'amidon.

L'éjection des vacuoles et des résidus est chez les Amibes un phénomène purement physique et accidentel ; elle se fait aussi par un point quelconque. Au contraire, chez les Infusoires, les résidus sont toujours expulsés en un point déterminé, où se manifeste, au moment de leur passage, un orifice, auquel on donne le nom d'*anus*. Il n'est pas visible en dehors de l'évacuation des résidus. Il n'y a d'exception que pour un parasite Hypotriche, le *Nyctotherus*, et quelques autres, qui possèdent un vrai *rectum* tapissé par la cuticule.

L'anus est généralement postérieur et terminal, latéral chez le *Stentor*. Chez les *Vorticelles* (fig. 54) il débouche dans le vestibule où s'ouvre également l'œsophage.

Maupas a distingué sous le nom d'*Infusoires capteurs* un certain nombre d'Infusoires, mieux organisés que leurs congénères, au point de vue de la préhension des aliments. Leur bouche est dépourvue d'appendices vibratiles spéciaux, et ils sont remplacés par des appareils de préhension de nature diverse, des lèvres mobiles (*Ophryoglena, Glaucoma, Leucophrys*), une armature œsophagienne (*Chilodon, Nassula, Prorodon*) ou des trichocystes. Tandis que les autres Protozoaires ingèrent les substances solides quelles qu'elles soient, nutritives ou non, les Capteurs ne saisissent que les proies qui leur conviennent.

Il y a également un choix très net des aliments chez les Acinétiens où la digestion se fait simplement par succion, à l'aide des ventouses qui terminent les tentacules. Toute la matière assimilable que contenait la proie suit le tentacule, sous forme d'un courant granuleux qui aboutit dans le corps, et se mélange au protoplasma.

Chez tous les Protozoaires, les substances alimentaires, une fois incorporées, sont réparties dans toutes les parties du corps, par les mouvements intérieurs du protoplasma, qui s'observent facilement, grâce aux granulations qu'il renferme. C'est là une véritable circulation. Il peut même arriver que les courants suivent une voie déterminée et constante. Mais on n'a jamais évidemment rencontré la moindre trace de lacunes régulières.

Vacuole contractile (1). — On rencontre très généralement chez les Protozoaires de petites vésicules ou vacuoles, pleines de liquide, animées de battements rythmiques. Ce sont les *vacuoles contractiles*. Elles sont en général sphériques et présentent des alternatives de contraction et de dilatation souvent très régulières. On a pu quelquefois même y distinguer une paroi propre, hyaline. Elles présentent d'ailleurs, suivant les espèces, les plus grandes variations. Tantôt les battements sont fréquents, tantôt au contraire ils sont d'une lenteur si grande, surtout chez les espèces marines, que la vacuole semble à peine pulsatile. Elles sont généralement périphériques, au point de faire saillie dans certains cas à la surface du corps (*Actinophrys*). Elles existent déjà chez les Amibes mais leur présence n'est absolument constante dans aucun groupe. Chez les Foraminifères elles sont très rares et peuvent manquer, même chez les Infusoires. Toutefois ceux-ci en possèdent généralement une ; il peut, dans certains cas, s'en trouver bien davantage et, dans les *Prorodon* par exemple, il en existe une centaine. Elles sont dans ce cas régulièrement espacées dans l'ectosarc.

Le plus souvent, la vésicule contractile est en connexion avec

(1) Wrzésniowski, *Z. W. Z.*, t. XXIX, 1887.

un système de canaux rayonnant dans tous les sens, et donnant à la vésicule une forme étoilée (fig. 55). Ils sont très peu constants, dépourvus de parois propres, n'apparaissent qu'après la systole et disparaissent totalement ensuite.

Les fonctions de la vésicule sont assez obscures. Elle joue très probablement un triple rôle ; par l'eau qu'elle lance continuellement dans le corps, elle contribue à coup sûr à créer les courants qui se manifestent dans la masse protoplasmique, et par suite à répandre dans tout le corps les substances nutritives et l'oxygène fourni par l'eau ambiante. Ce serait donc un organe circulatoire, mais son rôle principal semble être l'excrétion. Le liquide qu'elle contient est en général chargé de matières étrangères, et on a pu constater dans certains cas, qu'il s'échappait à l'extérieur par un canal particulier, lui-même transitoire, dont l'orifice externe est, au repos, tout à fait invisible. Cependant lorsque la cuticule est très épaisse, le pore reste permanent. Chez les Stentors et les Vorticelles, il aboutit dans le vestibule commun à l'œsophage et à l'anus. Malgré tout, de nouvelles recherches sont nécessaires pour établir ces divers rôles.

Enkystement. — Très fréquemment, les Protozoaires, à de certaines périodes de leur existence, passent à l'état de vie latente, en se sécrétant une enveloppe chitineuse dure, qu'on appelle un *kyste*. Cet *enkystement* peut se produire avant les phénomènes de reproduction, et sous ce rapport ils seront étudiés tout à l'heure. Mais il peut arriver aussi qu'il ait lieu sous l'influence de causes tout autres, par exemple dans des conditions d'existence défavorables ou dans les moments où s'opère la digestion. Ce fait s'observe surtout chez les Amibes et chez les Protozoaires Corticqués. On ne l'a pas signalé chez les Foraminifères ni chez les Radiolaires. Au moment de l'enkystement, tous les organes, péristome, cils, flagellums, etc., disparaissent, et il se sécrète un kyste, le plus souvent sphéroïdal, orné de rides et de papilles. Les animaux peuvent y vivre plusieurs années à l'état de vie ralentie.

§ 4. — *Reproduction.*

Les Protozoaires n'ont pas, à proprement parler, d'organes reproducteurs. Ils peuvent se reproduire par trois procédés : par *division*, par *bourgeonnement*, par *sporulation*.

Dans le premier cas, une constriction sépare le corps en deux moitiés, et chacune d'elles devient un nouvel individu, par reconstitution des parties qui lui manquent ; les deux individus formés sont équivalents, et il n'est pas possible de distinguer un individu générateur d'un individu procréé.

Dans le bourgeonnement, l'individu reste entier, mais produit sur un de ses points un nouvel être qui se fait totalement aux dépens du premier. Il y a dans ce cas lieu de distinguer le *parent*, de l'individu qu'il a engendré.

Enfin la formation de spores consiste en la fragmentation du protoplasma en corps très petits, souvent nombreux, tantôt nus, tantôt entourés d'une membrane; chacun d'eux, après avoir passé par une phase de repos absolu, se transforme, après un certain laps de temps, en un nouvel être. Ce mode est bien distinct des deux précédents, bien qu'il procède en quelques points de l'un et de l'autre.

Dans tous les cas, le noyau et le paranucléus jouent un grand rôle dans la reproduction. On les a même considérés comme représentant le premier l'organe femelle, le second l'organe mâle. Mais une telle assimilation est impossible, et on ne peut assigner aux Protozoaires aucune différenciation sexuelle.

Très fréquemment on a pu observer que le travail reproducteur était précédé d'une *conjugaison*, c'est-à-dire de l'union temporaire ou permanente de deux individus. Dans le dernier cas, l'un d'eux est complètement assimilé à l'autre; dans le premier, après un échange de substance entre les deux individus, ils se séparent, et se reproduisent alors par division.

Il nous reste à examiner maintenant les points particuliers à chacune des classes de Protozoaires.

Reproduction des amibes et des foraminifères. — Le seul procédé qui ait été observé dans ces deux groupes est la *division* (fig. 19, p. 80). Pour les Amibes, ce mode de reproduction a été observé par F.-E. Schultze sur l'*Amœba polypodia*, et surtout par Gruber sur l'*Euglypha alveolata* (1). Le noyau s'allonge, et la nucléine s'y dispose en filaments parallèles; il se divise alors en deux parties qui se rendent aux deux extrémités du corps. Si le protoplasma se divise à son tour, on a deux individus complets. Dans le cas des Amibes testacés, les deux individus restent quelque temps accolés par l'ouverture. C'est ce qui a lieu (?) dans les *Arcella*, par exemple.

On a décrit des cas de *conjugaison* chez les Amibes, notamment chez l'*Arcella* (2) et la *Difflugia* (3), et même chez les *Amœba*. Les deux individus s'accolent, ouverture contre ouverture, et Bütschli a décrit la formation subséquente d'un nouvel individu à l'intérieur de l'ancien, par un processus de gemmiparité.

(1) F. E. Schultze, A. M. A., t. XI, 1875. — Gruber, Z. W. Z., t. XXV 1881; t. XL, 1884.
(2) Butschli, A. M. A., t. XI, 1875.
(3) Jickeli, A. N. H. (5), t. XII, 1884.

On n'a jamais observé de conjugaison chez les FORAMINIFÈRES. On a signalé dans plusieurs d'entre eux, appartenant à des groupes divers, la présence à l'intérieur du test, de petits individus avec un petit nombre de chambres. Ce sont très vraisemblablement les produits d'une gemmation interne, dont le début est une multiplication du noyau. Ces jeunes individus sont mis en liberté soit par l'ouverture, soit, dans le cas où celle-ci est remplacée par un groupe de pores, par destruction de la loge qui les renferme.

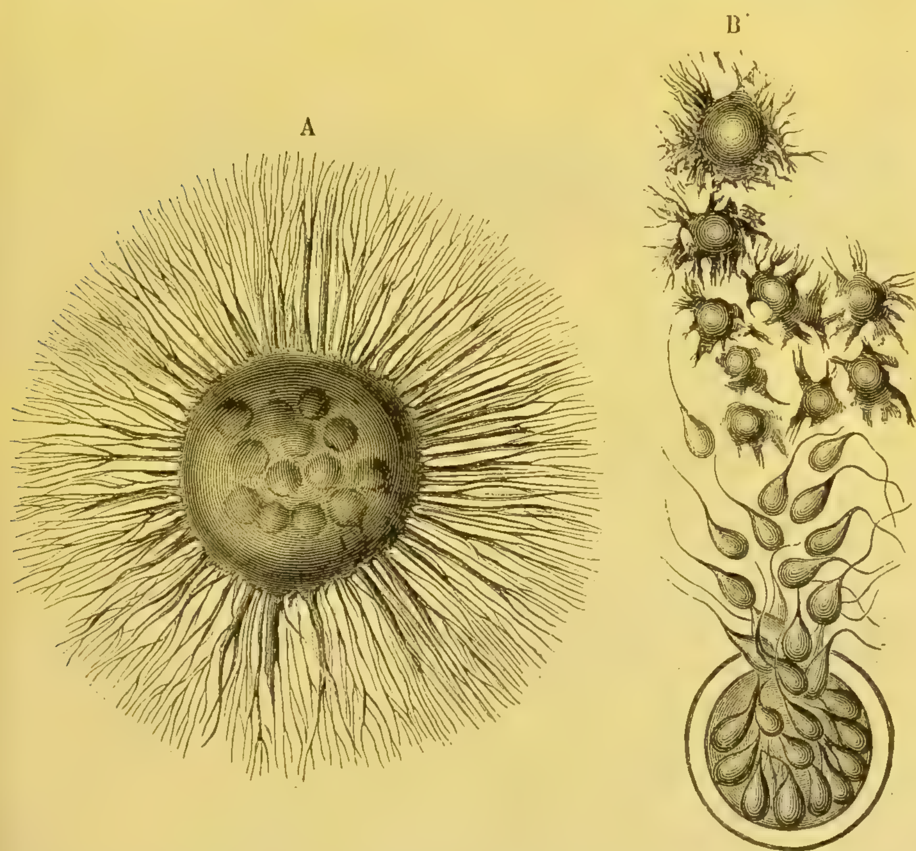


Fig. 57. — *Protomyxa aurantiaca.* — A, individu normal, avec ses pseudopodes étalés. — B, spores s'échappant du kyste, et se transformant peu à peu en amibes (Hæckel).

Certains êtres qu'on a voulu rattacher aux groupes précédents présentent un développement tout différent. Ce sont les *Protomyxa* (1), les *Vampyrella* (2), et les êtres analogues.

Les *Vampyrella* sont des êtres protoplasmiques qui vivent sur les Bryozoaires aux dépens des Diatomées (*Gomphonema*) qui y sont fixées. Elles émettent de délicats pseudopodes filiformes.

La *Protomyxa aurantiaca*, découverte par Hæckel, aux Cana-

(1) HÆCKEL, J. Z., t. IV, 1878.
(2) ZOPF, *Handbuch der Botanik*, t. III, 2e part., 1884.

ries, sur les coquilles abandonnées de Spirules, est un corps protoplasmique orangé, visible à l'œil nu, et émettant des pseudopodes ramifiés (fig. 57 A).

On voit, à un moment donné, l'animal s'enkyster, notamment après une abondante digestion, et du kyste s'échappent, au bout de quelque temps, de petits corps très nombreux. Ces *spores* prennent quelquefois immédiatement l'état amiboïde (*Vampyrella*); d'autres fois, elles sont d'abord munies d'un flagellum (fig. 57 B); ce sont alors des *zoospores* (*a*); mais elles finissent toujours par devenir amiboïdes (*b*), et constituent ainsi un nouvel individu. Ce mode de reproduction est tellement voisin de celui qui s'observe chez les Champignons inférieurs, qu'on tend à rattacher aujourd'hui ces êtres aux Végétaux, et à en former un groupe voisin des Myxomycètes.

Reproduction des héliozoaires. — La *fissiparité* est le mode de

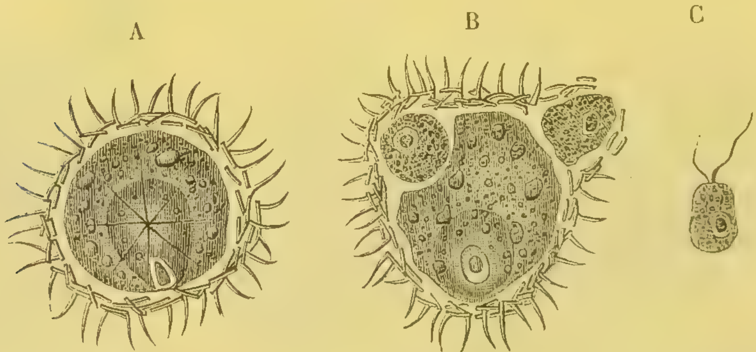


Fig. 58. — *Acanthocystis aculeata*. — A, individu normal, dont les pseudopodes sont rétractés ; B, individu en voie de reproduction par spores ; C, spore (Hertwig et Lesser).

reproduction que présentent probablement tous les Héliozoaires et un grand nombre de Radiolaires. Dans les Héliozoaires dépourvus de squelette, il y a division pure et simple. Lorsqu'il y a un squelette, comme chez les *Clathrulina*, l'un des individus, quelquefois même tous les deux, abandonnent l'ancien test, et, après avoir vécu quelque temps sans squelette, comme des *Actinophrys*, ils se reforment un nouveau test et un nouveau pédoncule.

On observe également la reproduction par division répétée, à l'intérieur d'un kyste. Elle s'effectue par un processus assez compliqué, décrit successivement par Brandt et par Greeff, mais sans grand intérêt pour notre étude. Enfin les Héliozoaires peuvent encore donner naissance à des bourgeons ou à des zoospores biflagellées (*Actinophrys*, *Actinosphærium*), mais ce sont des cas assez rares.

Reproduction des radiolaires. — Outre la division de la capsule centrale en deux autres, qui a été observée dans un petit nombre de genres, notamment dans les *Radiolaires coloniaux*, et quelques

Phéodariés, les RADIOLAIRES possèdent un mode de reproduction encore plus général, c'est la reproduction par spores, qui s'effectue de la manière suivante :

Les vacuoles disparaissent, la gelée extracapsulaire diminue et s'amollit, les pseudopodes se rétractent (fig. 58 A). En même temps, au sein de la capsule centrale, le noyau se divise avec une grande rapidité. Il se forme ainsi, par accumulation du protoplasma autour des nouveaux noyaux (fig. 58 B), un grand nombre de spores, ovales ou piriformes, possédant chacune un cristalloïde et des gouttelettes d'huile, et nageant à l'aide d'un ou de plusieurs flagellums (fig. 58 C). Ces spores crèvent la membrane de la capsule, et s'échappent pour aller former un nouvel individu.

REPRODUCTION DES FLAGELLIFÈRES. — C'est encore par division binaire ou multiple que se reproduisent les *Flagellifères*, soit à l'état libre, soit à l'intérieur d'un kyste, formé d'une membrane de sécrétion assez semblable à la cellulose, ou gélatineuse. La division est alors plusieurs fois répétée à l'intérieur du kyste, et celui-ci donne issue à quatre, seize germes, ou même davantage.

Cela nous amène au mode de reproduction spécial aux *Noctiluques*. Elles peuvent se reproduire aussi par simple division, mais le procédé le plus remarquable de multiplication de ces petits êtres est le suivant : la division répétée du noyau et du protoplasma donne naissance à un nombre considérable de spores (512 environ), ayant une forme spéciale, et munies d'un flagellum six ou sept fois plus long que leur corps. Ces spores se métamorphosent plus tard en Noctiluques par un processus qui n'est pas encore connu.

La *conjugaison* de deux individus a été assez fréquemment observée chez les Flagellifères avant les phénomènes de reproduction. Les Noctiluques, d'après Cienkowsky, peuvent s'accoler de la sorte soit à l'état normal, soit à l'état de kyste. Les deux individus se disposent toujours de façon que les noyaux soient le plus près possible, c'est-à-dire, dans le cas des individus normaux, bouche contre bouche.

Dans les Flagellés, le même fait se rencontre également. Il arrive même que la conjugaison soit permanente, les deux individus conjugués se confondant entièrement en un seul, qui se divise bientôt en vue de la reproduction. Enfin on a décrit la formation de véritables plasmodies par l'agglomération de Flagellés. Mais cela ne doit être accepté que sous toutes réserves ; il est souvent difficile en effet de distinguer ces êtres des zoospores des Myxomycètes, et il est possible que les observations précédentes s'appliquent tout simplement à quelques-uns de ces derniers corps.

REPRODUCTION DES INFUSOIRES. — Les Infusoires ciliés se repro-

duisent surtout par division. Mais on trouve aussi les processus de bourgeonnement et de sporulation.

La division se fait d'après des règles assez constantes : elle est toujours transversale chez les Infusoires libres (fig. 59 B). Les deux nouveaux individus ainsi formés se séparent immédiatement. Cependant, chez les Opalinides, ils restent attachés quelque temps les uns aux autres, et forment des chaînes de trois à dix individus.

La division est au contraire longitudinale dans les espèces fixées, et c'est ainsi que se constituent les colonies d'*Epistylis*, de *Carchesium*, etc. Le noyau et le paranucléus prennent toujours part l'un et l'autre à la division. Ils se contractent et viennent se placer perpendiculairement au plan de section, de façon que celui-ci les divise tous les deux en deux parties équivalentes. C'est d'ailleurs ce qui se passe dans la division de toute cellule.

Le bourgeonnement est très rare, et ne s'observe comme mode normal de reproduction que dans le *Spirochona gemmipara*. Mais il peut apparaître comme mode accessoire dans quelques autres espèces (*Vorticella microstoma*, *Lagenophrys ampulla*, etc.).

Quant à la formation des spores, elle ne se produit qu'à la suite d'un enkystement. L'animal prend une forme sphérique, rétracte ses cils et sécrète un kyste mou, qui l'entoure complètement. Le contenu se partage alors en un grand nombre de parties, qui, mises en liberté par la rupture du kyste, deviennent de nouveaux individus. Le nombre des produits peut varier de 2 (*Prorodon teres*) jusqu'à 1000 (1) (*Ichthyophthirius multifiliis*, parasite des poissons d'eau douce).

On a souvent parlé de métamorphoses qui existeraient chez les Infusoires, et qui seraient assez complètes pour que les deux formes successives de l'individu dussent être rangées dans deux groupes distincts. Saville Kent dit avoir vu, sous le microscope, un Holotriche se transformer en *Aspidisca* (Hypotriche). Mais il faut n'enregistrer ces faits qu'avec beaucoup de réserves. Bien des fois, lorsqu'on a cru voir sortir des kystes d'un Infusoire des Infusoires différents, on a reconnu que cela tenait à un mauvais triage des kystes.

Même dans le cas des Infusoires fixés, on peut commettre de graves erreurs. C'est ainsi qu'on avait décrit la transformation des *Carchesium* en *Amphileptus* (Holotriche libre). On voit en effet souvent les Vorticelles s'enkyster sur leur tige, et de leur kyste sortir des *Amphileptus*. Mais l'explication est facile. Ces derniers mangent les Vorticelles, et s'enkystent sur place pour digérer leur

(1) Fouquet, A. Z. E., t. V, 1876.

proie. Ce sont ces kystes, pris à tort pour des kystes de Vorticelles, qui donnent naissance, à la fin de la période de repos, à des *Amphileptus*. Bien des faits analogues montrent la prudence que l'on doit mettre dans la conclusion de semblables observations, et si de pareilles métamorphoses existent, elles sont à coup sûr très rares.

Les différents procédés asexuels que nous venons d'étudier peuvènt se poursuivre sans interruption pendant quelque temps, mais ils ne tardent pas à entraîner la dégénérescence des individus, qui notamment deviennent de plus en plus petits. Ceux-ci subissent alors une sorte de rénovation en se conjuguant avec des individus de même espèce, et, régénérés par cet acte, ils peuvent derechef donner naissance par division à de nouveaux individus (1).

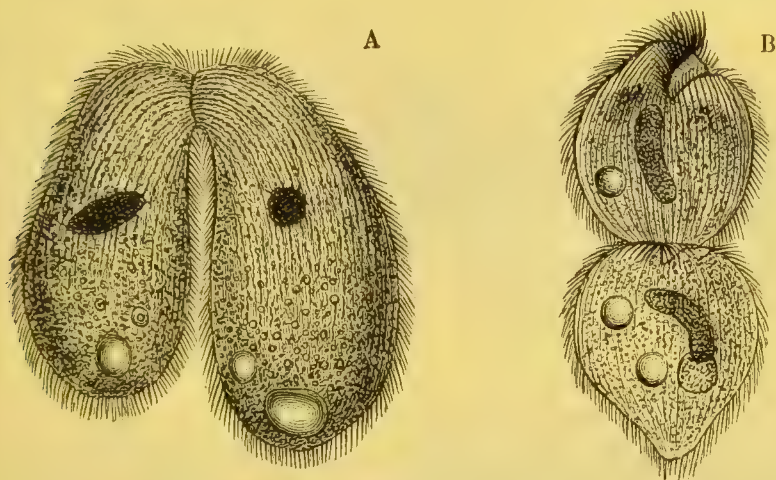


Fig. 59. — *Balantidium coli*, St. : A, en conjugaison; B, en voie de division (Wising).

Il importe d'étudier avec soin le processus intime de ce phénomène, auquel les recherches toutes récentes de Maupas ont donné un remarquable intérêt.

Pour la conjugaison, les individus associés se mettent en général parallèlement l'un à l'autre, bouche contre bouche (fig. 59 A et 60, 1).

Cette position permet de distinguer avec la plus grande facilité les deux phénomènes de la conjugaison et de la division, qui ont été très souvent confondus (fig. 59).

L'élément essentiel de la rénovation cellulaire est le *paranucléus* ou *micronucléus* (Maupas), qu'on peut considérer comme un organite sexuel hermaphrodite. Cet organite prend, dans les deux

(1) Balbiani, *Sur la génération sexuelle chez les Infusoires* (*J. de l'Anat. et de la Phys.*, t. I et III). — Bütschli, *Über die Conjugation der Infusorien*, in *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien.* Francfort, 1876.

individus qui viennent de se conjuguer, une forme analogue à celle d'une virgule, d'un croissant aigu à une de ses extrémités, renflé en une sphère à l'autre. Celle-ci est granuleuse, tandis que l'extrémité

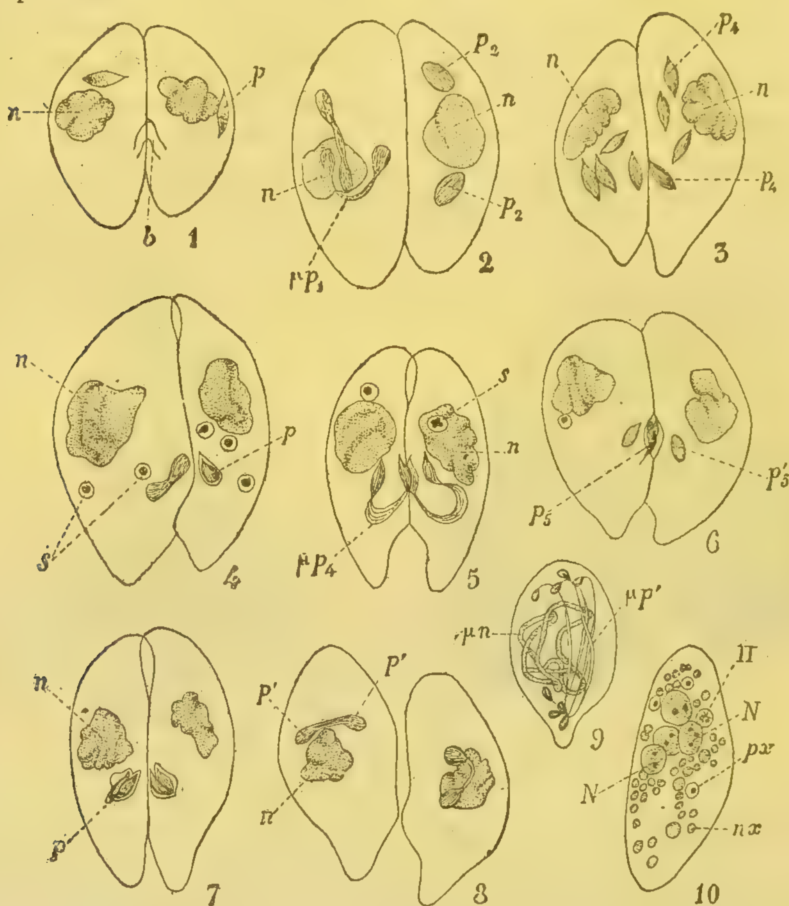


Fig. 60. — Phénomènes de la conjugaison du *Paramecium caudatum*. — 1. Début de la conjugaison : les deux individus n'ont encore subi aucun changement; *b*, bouche ; *n*, noyau ; *p*, paranucléus. — 2. Division des paranucléus μp : sur l'individu de droite, la division des deux paranucléus p_2 est complète. — 3. Seconde bipartition du paranucléus, p^4. — 4. Trois des paranucléus se transforment en sphères claires, *s* ; le paranucléus restant se divise une dernière fois pour donner les pronucléus. — 5. Continuation du stade précédent. — 6. Les pronucléus mâles, p_5, s'échangent entre les deux individus; les pronucléus femelles, p_5, restent immobiles. — 7. Le pronucléus femelle de chaque individu se fusionne avec le pronucléus mâle qu'il vient de recevoir de son conjugué. — 8. Le pronucléus définitif commence à se diviser; les individus se séparent. — 9. Le nucléus se déroule ; il se forme huit paranucléus. — 10. L'ancien nucléus s'est fragmenté en un nombre considérable de corpuscules, *nx*, destinés à disparaître ; des huit vésicules résultant de la division du paranucléus, trois (*px*) se résorbent, quatre deviennent des noyaux, N ; la dernière est le nouveau paranucléus, II (Maupas).

effilée est striée. Le croissant s'allonge ; il se forme une seconde tête, à l'extrémité qui n'en possédait pas (μ p_1); le croissant s'étrangle en son milieu, et se divise finalement en deux (fig. 60,2).

Le même processus se répète une seconde fois, de façon que

chacun des Infusoires conjugués possède avec le noyau 4 paranucléus (3). Trois de ces derniers subissent bientôt une modification régressive, disparaissent peu à peu, et sont entièrement résorbés ou rejetés (4). Maupas les compare aux globules polaires des Métazoaires; ce sont des particules de rebut, inutiles désormais à l'animal.

Le paranucléus restant se divise une dernière fois (5) et produit deux organites, que l'on peut appeler le *pronucléus mâle* et le *pronucléus femelle*. Tandis que ce dernier reste immobile (6, p'_5), les deux individus conjugués échangent leur pronucléus mâle (p_5). Les deux pronucléus que contient après ce changement chaque individu se combinent alors pour constituer un nucléus mixte (7, p), formé du pronucléus femelle de l'individu considéré, et du pronucléus mâle qu'il a reçu du conjoint.

La conjugaison proprement dite est, dès ce moment, terminée, et les deux individus commencent à se séparer. Mais, avant même que la séparation se soit produite, une série de phénomènes commence à se manifester dans chacun des individus (9 et 10).

Le nucléus s'étire en un filament (μ n), et se fragmente en une multitude de petites vésicules (nx) qui sont ensuite résorbées ou expulsées.

En même temps, le paranucléus qui vient de se former subit 3 bipartitions successives, qui amènent la production de 8 paranucléus.

De ces huit corpuscules, trois (px) se résorbent, quatre autres deviennent des nucléus, le dernier est le paranucléus définitif II.

C'est à ce moment que se produit la première bipartition. A cet effet le paranucléus se divise en deux, et chaque individu résultant emporte deux noyaux et un paranucléus. Après une seconde bipartition, chaque individu a un noyau et un paranucléus; la constitution est redevenue normale, mais les divisions se continuent.

En résumé, on est autorisé à considérer le phénomène que nous venons de décrire comme une véritable fécondation. Mais, tandis que chez les Métazoaires la fécondation est indissolublement liée à la production d'un nouvel être, ces deux phénomènes sont ici à peu près indépendants. La reproduction des Infusoires est toujours essentiellement agame; la conjugaison détermine simplement un rajeunissement, une rénovation de l'individu. Sans cette intervention, les fractionnements répétés aboutiraient à une dégénérescence graduelle des individus, qui entraînerait chez eux une désorganisation pareille à la sénilité.

La conjugaison des *Vorticelles* diffère notablement de ce que nous venons de décrire. Il existe en effet chez ces êtres deux sortes d'individus : des individus de grande taille qu'on peut considérer comme les individus normaux; d'autres au contraire

beaucoup plus petits, produits par une division répétée, et disposés en rosette de 4 à 10 individus.

Chacun de ces derniers possède un disque ciliaire rudimentaire. Ils ne tardent pas à se détacher de la colonie, et après avoir nagé quelque temps, ils vont s'attacher à la base des grands individus, avec lesquels ils se conjuguent. La fécondation est donc ici inégale, et on peut distinguer une *microgamète* (mâle) et une *macrogamète* (femelle).

Les phénomènes intimes de la fécondation se poursuivent d'abord identiques à ceux que nous venons de décrire, jusqu'à la formation de deux pronucléus, dans chaque gamète ; mais ici commence la différence : le pronucléus mâle de la macrogamète et le pronucléus femelle de la microgamète disparaissent ; le pronucléus mâle de celle-ci passe dans la macrogamète, et s'unit à son pronucléus femelle. En même temps, et dans l'espace d'un quart d'heure, le contenu de la microgamète passe tout entier dans le gros individu. *La conjugaison est donc complète*, les deux individus se fusionnent, pour ne plus se séparer. Quant à la suite du processus de la rénovation, il est conforme au cas général.

Reproduction des acinétiens. — Enfin les Acinétiens se reproduisent par division ou par bourgeonnement. Mais le cas le plus fréquent est un processus tout particulier de bourgeonnement interne (1).

Il se forme d'abord une invagination du tégument, et c'est le fond de cette invagination qui en bourgeonnant donnera le futur individu. Celui-ci restera donc enfermé dans une poche formée par les parois de l'invagination. Il peut d'ailleurs y avoir un ou plusieurs bourgeons dans chaque cavité. Le noyau des nouveaux individus est produit par la division du noyau primitif, dont un fragment pénètre dans chacun des bourgeons.

Les embryons des Acinétiens sont toujours ciliés, soit uniformément, soit d'un seul côté, soit même suivant des lignes, des zones ou des spirales ; ce n'est que plus tard qu'ils se fixent, perdent leurs cils et acquièrent des tentacules.

Formation des colonies. — En général les individus nés par division ou par bourgeonnement d'un individu primitif se séparent de celui-ci aussitôt après leur formation. Mais dans certains cas cette séparation n'a pas lieu, les individus fils restent attachés à leurs parents et constituent avec eux des colonies. Toutes les classes de Protozoaires en présentent :

Chez les Amibes, les individus produits par division restent

(1) Butschli, J. Z., t. X, 1877.

unis en une masse protoplasmique d'où partent les pseudopodes (*Pamphagus* (1), *Platoum stercorum* (2), etc.).

C'est par un même procedé que la *Microgromia socialis*, parmi les Foraminifères, forme des colonies nombreuses d'individus réunis par leurs pseudopodes.

Chez les Héliozoaires, l'état colonial se manifeste dans des êtres tout à fait inférieurs, dépourvus de noyau, et faisant partie

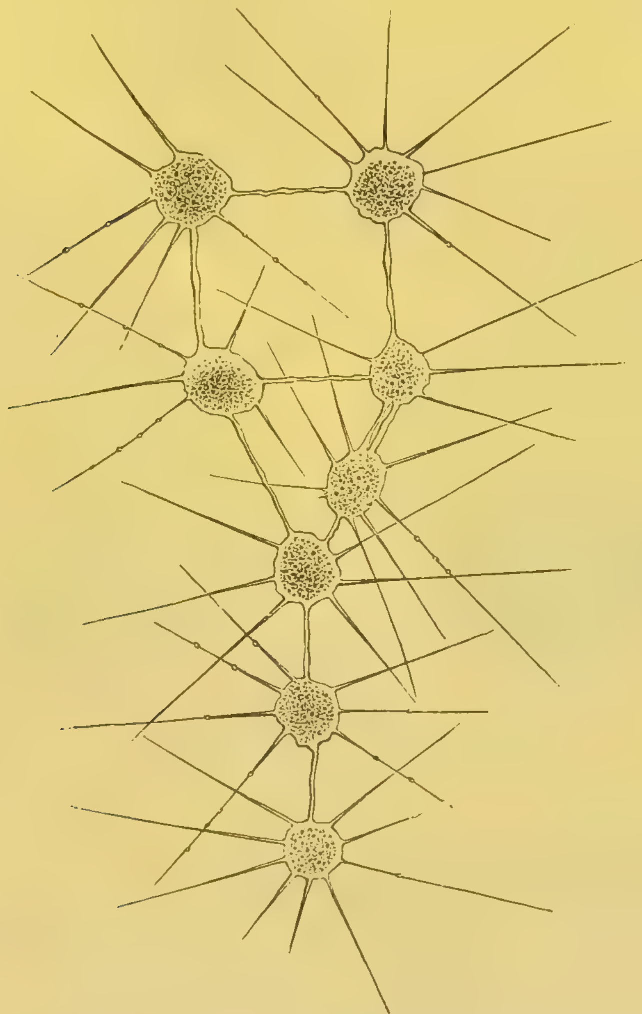


Fig. 61. — *Monobia confluens* (AIMÉ SCHNEIDER).

des Monères d'Hæckel. Ce sont la *Monobia confluens* (3) (fig. 61), et le *Myxodictyum sociale*, dont les individus sont unis par leurs pseudopodes.

Cet état se rencontre aussi accidentellement chez les *Actinophrys*, les *Actinosphærium*, et même chez les *Rhaphidiophrys* qui possè-

(1) SCHULTZE, A. M. A., t. XI, 1875.
(2) CIENKOWSKY, *Id.*, t. XII, 1876.
(3) SCHNEIDER, A. Z. E., t. VII, 1878.

dent un squelette. Dans ce dernier cas, les divers squelettes sont soudés, et les individus sont unis par des ponts protoplasmiques.

Parmi les Radiolaires, il existe tout un groupe : les *Polycyttaires* appartenant aux Péripylaires qui vivent en colonies (1). Les principaux genres sont le *Collozoum* et le *Collosphæra*. Chaque individu a sa capsule centrale propre et son noyau; mais la gelée squelettique externe est commune à toute la colonie, qui est le plus souvent sphérique. Elle apparaît ainsi comme un Radiolaire ordinaire possédant plusieurs capsules centrales.

Parmi les Flagellifères, les *Flagellés* et les *Choanoflagellés* peuvent former des colonies. Elles sont souvent arborescentes (*Dinobryon*, *Rhipidodendron*, la plupart des Choanoflagellés). Mais elles peuvent présenter les formes les plus variées, et les individus peuvent s'unir en rubans (*Hirmidium*), en étoiles (*Astrosiga*) ou être

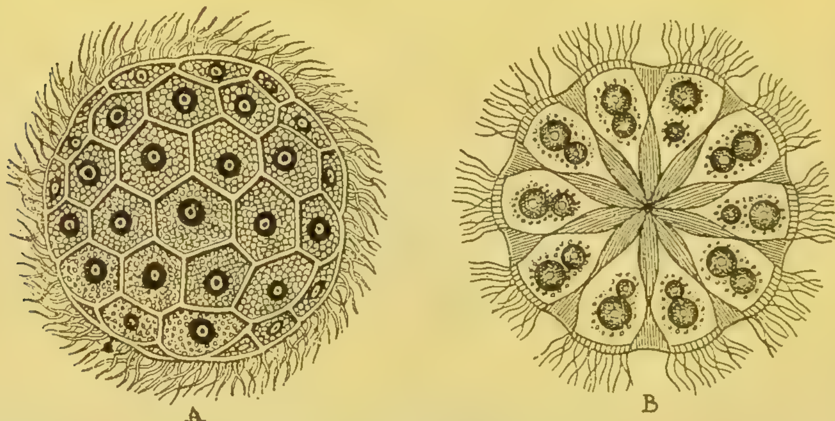


Fig. 62. — CATALLACTES. — *Magosphæra planula*. — A, vue de face; B, vue en coupe optique (Hæckel).

réunis d'une façon quelconque par une masse gélatineuse (*Phalansterium*, *Spongomonas*, etc.).

Les Infusoires ne forment que des colonies arborescentes, très fréquentes parmi les *Vorticellidés* (*Epistylis*, *Carchesium*); il en est de même des Acinétiens qui n'ont qu'un seul genre *colonial*, le *Dendrosoma*.

CATALLACTES. — Il nous faut parler en terminant d'un organisme colonial, le *Magosphæra planula* découvert par Hæckel (2), en 1870, sur la côte de Gisoë, île de Norwège, et pour lequel il a créé le groupe des *Catallactes*, dont la position est très incertaine. L'histoire de cet animal est extrêmement curieuse. C'est d'abord une sorte de kyste de 70 μ de diamètre, fixé sur une

(1) BRANDT : *Die Kolonien bildende Radiolarien*. Fauna und Flora der Golfes von Neapel, 1885.

(2) HÆCKEL, J. Z., t. VI, 1871.

algue, le *Cladophora*. Le corps protoplasmique et le noyau ne tardent pas à se diviser par des bipartitions successives jusqu'à donner 64 cellules, d'abord sphériques, puis polyédriques, qui se disposent en une seule couche. Elles présentent d'abord des pseudopodes, qui bientôt se fixent et se transforment en cils vibratiles. La sphère ciliée (stade Volvox) se met à tourner dans le kyste qui ne tarde pas à se détruire ; elle nage alors en liberté, toutes les cellules étant réunies, et chacune d'elles s'effilant à son extrémité en une longue queue qui atteint le centre de la sphère. Elles sont unies par une substance gélatineuse (fig. 62).

Au bout de quelque temps, les cellules sont mises en liberté, et apparaissent avec un plateau cilié et une queue ; à l'intérieur existent un noyau et une vacuole pulsatile.

Les cils ne tardent pas à tomber, et la cellule passe par la forme amiboïde. C'est cette Amibe qui grandit, s'arrondit, se fixe et s'enkyste, de façon à recommencer le cycle. La place d'un tel organisme est difficile à préciser.

On a voulu considérer la phase Amibe comme la phase primordiale, et classer les Catallactes près des Amibes. Mais le développement semble bien compliqué pour permettre le rapprochement avec des êtres aussi primitifs que les Amibes. L'opinion de Saville Kent, qui les range avec les Flagellés, ne paraît pas plus acceptable. D'autres recherches sont évidemment nécessaires pour déterminer les vraies relations des Catallactes, qui n'ont d'ailleurs pas été revus depuis Hæckel.

GROUPE SATELLITE DES PROTOZOAIRES

CLASSE DES SPOROZOAIRES (1).

- I. Grégarinides.
  - **O. I. Monocystidées.** — *Monocystis*, *Gregarina*, etc.
  - **O. II. Polycystidées.** — *Gamocystis*, *Stylorhynchus*, *Clepsidrina*, etc.
- II. Coccidies.
  - **O. I. Monosporées.** — *Eimeria*, etc.
  - **O. II. Oligosporées.** — *Klossia*, *Coccidium*, etc.
- III. Amœbosporidies. — *Ophryocystis*.
- IV. Sarcosporidies. — *Mieschcria*, *Sarcocystis*, *Balbiania*.
- V. Myxosporidies. — *Myxosporidium*, etc.

Sporozoaires. — A l'embranchement des Protozoaires, il faut joindre un groupe important d'êtres unicellulaires parasites, qui, par leur mode de reproduction tout à fait spécial, forment un

(1) Balbiani, Leçons sur les Sporozoaires, Paris, 1884. — Aimé Schneider, Nombreux mémoires dans A. Z. E. et Tablettes zool.

groupe bien distinct et bien homogène, désigné depuis Leuckart sous le nom de *Sporozoaires*. Ils se reproduisent, sans conjugaison ni fécondation connues, au moyen de spores, comme beaucoup de végétaux. Aussi les avait-on pris d'abord pour des Algues ou des Champignons. C'est Leuckart qui, en 1879, en a fait une classe des Protozoaires.

STRUCTURE ANATOMIQUE. — Le corps des Sporozoaires (fig. 63) est purement sarcodique; il est exclusivement constitué par une masse protoplasmique, toujours dépourvue de vésicule contractile, mais offrant constamment un noyau. Le protoplasme se divise généralement en une couche externe, l'*ectoplasme* ou *sarcocyte* (Schneider), et en une masse intérieure, granuleuse, colorée parfois par des gouttelettes jaunes ou brunes; cette dernière est l'*endoplasme* ou *entocyte;* elle est le siège de mouvements moléculaires continus. C'est en elle que se trouve le noyau, où on distingue en général un ou plusieurs nucléoles.

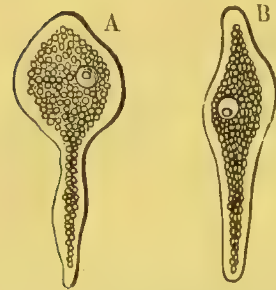


Fig. 63. — *Monocystis agilis*, St. — A, en mouvement B; au repos. Gr. env. 250 (STEIN).

La masse sarcodique est recouverte dans la plupart des cas par une mince cuticule anhiste, ornée parfois de stries. Cette cuticule se transforme chez la *Klossia*, parasite des Céphalopodes, en une

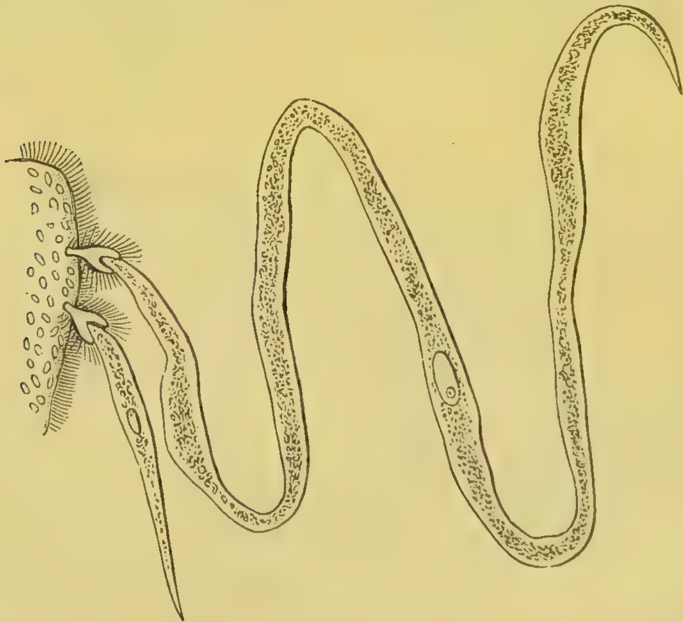


Fig. 64. — *Monocystis magna*, A. Schmidt; deux individus fixés dans les cellules caliciformes du testicule du Lombric. Gr. env. 50 (BÜTSCHLI).

véritable membrane. Dans quelques types (*Sarcocysis Miescheri*) elle s'épaissit jusqu'à atteindre 12 μ, elle est alors traversée par de petits canalicules.

Les Sporozoaires sont le plus souvent immobiles; lorsqu'ils se meuvent, ils n'effectuent jamais que des mouvements fort lents, grâce à la formation de pseudopodes lobés, simples ou branchus, très rarement fins comme des poils (*Callyntrochlamys*). Les dimensions de ces animaux sont en général fort réduites, de 1 à 20 μ. Mais certains peuvent atteindre une taille plus considérable. Telles sont la plupart des Sarcosporidies qui ont en moyenne 3 millimètres. Telles sont aussi la *Monocystis magna*, du testicule du Lombric, qui atteint 5 millimètres (fig. 64), et surtout la *Gregarina gigantea* qui est longue de 10 à 16 millimètres.

Comme chez les Amibes, la forme n'a rien de fixe, cependant chaque espèce possède un aspect général particulier, qui permet de la reconnaître. Quelquefois même, les différentes parties du corps d'un même individu sont diversement conformées, ce qui permet de donner à l'animal une orientation déterminée, d'y distinguer par exemple, comme on l'a dit par un léger abus de langage, une extrémité céphalique.

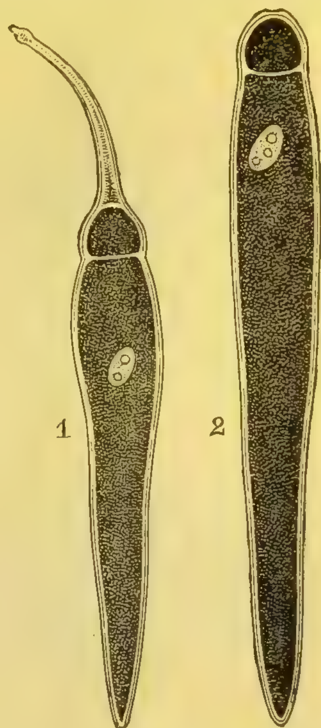


Fig. 65. — *Stylorhynchus longirostris*, de l'intestin du *Blaps mortisaga*. — 1. Cephalin avec l'épimérite. — 2. Sporadin après la chute de l'épimérite (Aimé Schneider).

Grégarines mono- et poly-cystidées. — Parmi les *Grégarinides* un certain nombre de types, réunis sous le nom de *Grégarines Polycystidées*, présentent un remarquable degré de différenciation (fig. 65). Le corps se divise dans ces êtres en deux segments, séparés l'un de l'autre par une cloison ectoplasmique transparente. Le segment antérieur est très court, et dépourvu de noyau. On lui donne le nom de *protomérite*. Le second segment, ou *deutomérite*, est beaucoup plus long ; il est seul nucléé.

Enfin le protomérite, à son extrémité antérieure, est surmonté d'un long bec, constitué seulement par l'ectosarc et la cuticule. C'est l'*épimérite*, organe de fixation, parfois pourvu de crochets, de dents, etc., et à l'aide duquel la Grégarine se fixe dans les tissus de l'hôte. L'animal est alors immobile, à l'état de

céphalin (fig. 65, 1). Mais l'épimérite peut se détacher, et l'animal, devenu libre et mobile, passe à l'état de *sporadin* (fig. 65,2).

Chez les Grégarines, aussi bien chez les *Monocystidées* que chez les *Polycystidées*, deux ou même plusieurs individus peuvent s'associer, de façon à former ce qu'on nomme une *syzygie* (fig. 66). Ce cas est beaucoup plus rare chez les *Polycystidées*. Une différence notable distingue d'ailleurs les syzygies des deux groupes. C'est que, dans les premières, les individus s'assemblent par leurs extrémités semblables. C'est le contraire chez les *Polycystidées*. On ne sait pas exactement l'utilité de ce groupement. Suivant

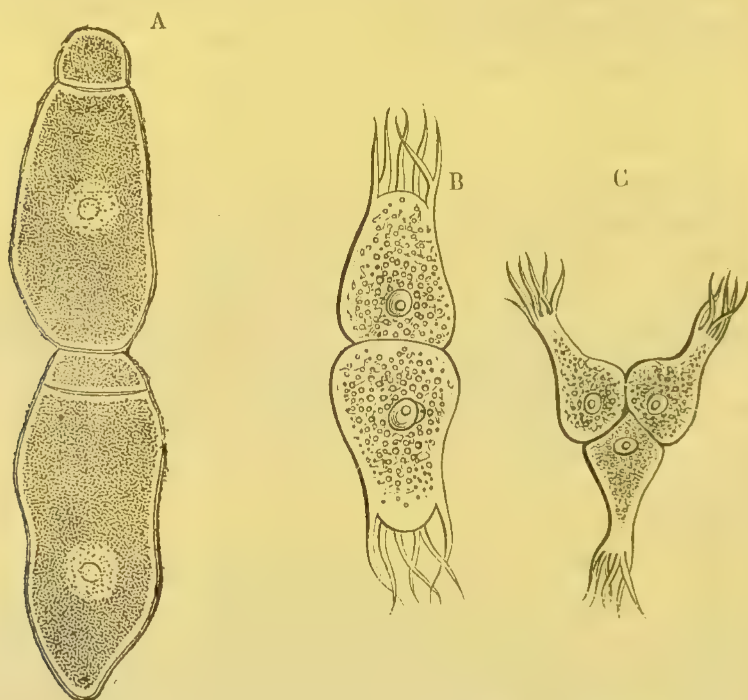


Fig. 66. — A. Syzygie par apposition de *Clepsidrina Blattarum*, Silb, de l'intestin du *Periplaneta orientalis*. Gr. env. 100 (Aimé Schneider). — B. Syzygie par apposition de deux individus de *Zygocystis cometa*. — C zyzygie de trois individus de la même espèce.

Bütschli, ce serait une véritable conjugaison, avec mélange des protoplasmes qui s'enferment dans un même kyste; suivant Schneider au contraire, les deux individus se sépareraient au moment de la reproduction.

Reproduction des sporozoaires. — La reproduction se fait toujours par spores après enkystement; l'individu s'entoure d'une membrane dure, et sa substance se fragmente en un nombre généralement assez grand de parties, dont chacune donne à son tour naissance à de nouveaux êtres.

Le détail du processus varie toutefois assez notablement dans

les divers types, et ses variations ont permis d'établir cinq sous-classes parmi les Sporozoaires.

1° *Grégarines.* — Les diverses phases de la sporulation des Grégarines sont représentées par la figure 67. Après s'être enkysté,

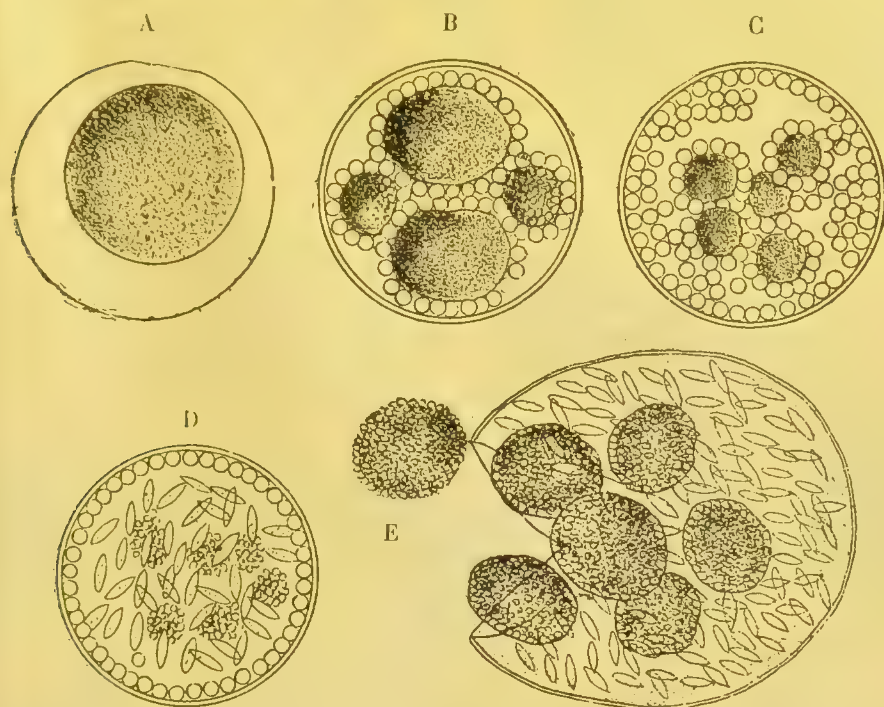


Fig. 67. — Développement du *Monocystis agilis*, St. — A, kyste; B, formation des globules clairs à la surface des masses provenant de la division du contenu du kyste; C, dissémination des globules clairs à l'intérieur du kyste; D, transformation des globules clairs en spores; E, kyste rompu, laissant sortir les spores avec les masses de substance non employée (Balbiani).

l'animal se transforme en une petite masse protoplasmique sphérique, qui se contracte, et devient bien plus petite que la cavité du kyste (A). Cette masse se divise en quatre ou cinq sphérules, qui, à leur tour, donnent naissance par bourgeonnement à toute une série de corpuscules globulaires hyalins (B), qui finissent par se rassembler en une couche compacte contre la paroi du kyste (C).

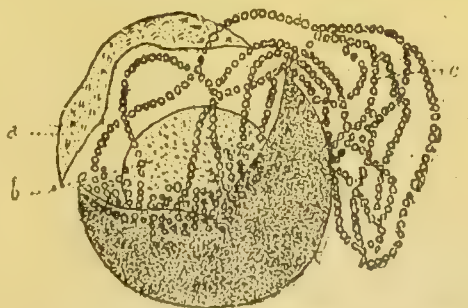


Fig. 68. — Kyste de *Stylorhynchus oblongatus*, Hammerschen, — de l'intestin de l'*Opatrum sabulosum* —, émettant les spores. — Le tégument *a* est rompu ; au centre le pseudo-kyste, *b* ; *c*, spores sortant en chapelets (Aimé Schneider).

Bientôt, ces globules changent de forme et prennent l'aspect d'une navette de tisserand; ce

sont les *spores*, auxquelles on a donné successivement les noms de *psorospermies*, de *navicelles* et de *pseudo-navicelles*. Les masses qui leur ont donné naissance se liquéfient et disparaissent à peu près totalement (D). Enfin le kyste se rompt, et les spores sont mises en liberté (E). Elles s'échappent en longs chapelets (fig. 68) en même temps que les masses résiduelles.

Le développement ultérieur de ces spores pourvues d'un noyau est lui-même assez compliqué. Elles s'entourent d'une membrane, et leur contenu se divise en un nombre variable (de 6 à 8 chez le *Monocystis agilis*) de petits *corpuscules falciformes*, eux-mêmes munis d'un noyau (fig. 69). Tout le protoplasma de la spore n'est pas employé ; il reste au centre un globule (noyau de reliquat) autour duquel les corpuscules falciformes se dispo-



Fig. 69. — Développement de l'*Eimeria falciformis*, Schn., de l'intestin de la souris. — 1. Coccidie dans une cellule épithéliale dont le noyau est refoulé vers la base ; 2, coccidie enkystée ; 3, formation de la spore ; 4, 5, spore se divisant en corpuscules falciformes ; 6, 7, corpuscules falciformes ; 8, 9, 10, les corpuscules passant à l'état amiboïde (Eimer).

sent en faisceaux. Enfin l'enveloppe se rompt, et les corpuscules falciformes mis en liberté se transforment en Grégarines.

Le développement des corpuscules falciformes dans les Grégarines Polycystidées a été étudié par Bütschli dans la *Clepsidrina Blattarum*, et par Aimé Schneider dans le *Stylorhynchus longicollis*. Mais ces deux auteurs sont arrivés à des résultats contradictoires. Pour le premier, les deux segments seraient formés par bipartition du sarcode primitif, et l'épimérite se formerait en dernier lieu. Pour Schneider, au contraire, le sarcode primitif commence par bourgeonner deux segments, le proto- et le deutomérite ; après quoi, le noyau émigre dans ce dernier, tandis que le segment primitif s'effile et se transforme en épimérite.

2° *Coccidies*. — Dans le groupe des Coccidies, les phénomènes sont un peu plus simples. Après l'enkystement, la substance de



Fig. 70. — Développement du *Coccidium oviforme*, du foie du Lapin. — *a*, *b*, *c*, cellules épithéliales des canaux biliaires, renfermant une Coccidie ; *v*, noyau de cette cellule ; *d*, *e*, *f*, Coccidies enkystées ; *g*, *h*, *i*, *k*, *l*, formation des spores ; *m*, spore mûre, isolée, montrant les deux corpuscules falciformes dans leur position naturelle ; *n*, corpuscules falciformes écartés l'un de l'autre ; *o*, corpuscule falciforme isolé ; *y*, son noyau (Balbiani).

l'animal se transforme tout entière en une seule spore (Monosporées : *Eimeria*) (fig. 69), ou se divise en deux ou quatre spores (Oligosporées : *Coccidium*) (fig. 70). Dans l'un et l'autre cas, les spores se divisent à leur tour en un nombre variable de *corpuscules falciformes* (2 seulement chez le *Coccidium oviforme*, un plus grand nombre dans l'*Eimeria*) qui produisent chacun une Grégarine.

3° *Sarcosporidies*. — Dans les Sarcosporidies, la sporulation est assez semblable à celle des Grégarines. Mais les spores semblent se produire directement(?) par segmentation du protoplasma de l'animal. Ces spores remplissent complètement la cavité du kyste, sauf toutefois les deux extrémités, et deviennent polygonales par pression réciproque (fig. 71).



Fig. 71. — *Sarcocystis Miescheri*, Ray Lank. — Tube psorospermique tiré du diaphragme du porc. L'enveloppe s'est rompue ; à droite, se trouvent quelques corpuscules falciformes isolés (Manz).

Chacune d'elles se divise en un nombre considérable de corpuscules réniformes, qui deviennent libres dans la cavité du kyste par résorption de l'enveloppe des spores.

4° *Amœbosporidies*. — Dans les Amœbosporidies, l'enkystement est précédé d'une conjugaison de deux individus, qui se confondent et s'enkystent ensemble. Les deux noyaux qui persistent se divisent, de façon à en donner 6. Deux d'entre eux se rendent au centre du kyste, s'unissent, et s'entourent d'une couche protoplasmique et d'une membrane. Ainsi se constitue la spore unique. Le reste et les autres noyaux disparaissent. Comme dans les groupes précédents, la spore se divise ensuite en huit corps falciformes nucléés, avec une petite masse de reliquat.

5° *Myxosporidies*. — Enfin les Myxosporidies ont une sporulation toute spéciale. Les spores s'y forment en deux temps; dans le premier, apparaissent des globules clairs à six noyaux, qui nagent dans l'endoplasme. Au second temps, chacun se divise en deux moitiés. Celles-ci sont les spores, qui par suite sont trinucléées. Mais deux de ces noyaux disparaissent. Les spores, désormais uninucléées, sont dépourvues de toute espèce d'enveloppe. Elles présentent à leur extrémité un filament enroulé en spirale, qui se dévagine dans certaines conditions, comme nous le verrons faire pour les nématocystes des Cœlentérés. C'est évidemment un appareil de fixation, destiné à attacher le parasite à l'hôte qu'il a choisi. Cette structure spéciale des spores est caractéristique de ce dernier groupe de Sporozoaires, où on n'a pas observé de corpuscules falciformes.

CHAPITRE III

MÉSOZOAIRES

Entre les PROTOZOAIRES, dont le corps est constitué par une seule cellule, ou par plusieurs cellules non différenciées en tissus, et les MÉTAZOAIRES, dont le corps est toujours formé de cellules disposées en trois feuillets distincts : ectoderme, mésoderme et endoderme, il existe un hiatus considérable. Si, au lieu de voir la série des êtres, on étudie l'ontogénie, on constate qu'une pareille séparation n'existe pas. Entre les stades *œuf* et *morula*, qui représentent le type protozoaire, et le stade d'*embryon* avancé qui est déjà métazoaire, il existe toujours, sauf peut-être chez quelques parasites, un stade intermédiaire, le stade *gastrula*, où les cellules sont divisées en deux feuillets, l'ectoderme et l'endoderme.

Ce qui existe en ontogénie a dû exister également dans la phylogénie, et il est certain que le stade gastrula a dû exister, au moins à une époque déterminée, à l'état d'espèce distincte. Hæckel a donné le nom de *Gastræa* au type hypothétique répondant à cette définition.

Existe-t-il encore aujourd'hui des êtres demeurés à ce stade inférieur?

Poussés par l'idée de continuité, les zoologistes ont cru plus d'une fois avoir trouvé de pareils types intermédiaires. Mais plus d'une fois aussi, un examen plus attentif a montré qu'il n'en était rien, et que l'on était en présence de vrais Métazoaires.

Un petit nombre d'êtres, toutefois, semblent réaliser les conditions nécessaires, et établir un trait d'union entre les deux grands sous-règnes. Pour cette raison, ces animaux ont été réunis dans un groupe spécial, créé par E. van Beneden, sous le nom de MÉSOZOAIRES.

Tous parasites, ils se divisent en deux classes : 1° les ORTHONECTIDES, découverts par Giard et comprenant le seul genre *Rhopalura*, avec 2 espèces: *Rhopalura Giardi*, parasite d'une Ophiure, l'*Amphiura squamata*, et *R. Intoshii*, parasite d'une Némerte, le *Lineus lacteus*.

2° Les Dicyémides, plus nombreux, tous parasites des Céphalopodes.

Caractères des dicyémides. — Ces derniers, les plus simples, ont le corps formé d'un petit nombre de cellules, variant avec les espèces, mais toujours peu élevé (fig. 72). L'une d'elles est placée à l'intérieur, et constitue à elle seule l'endoderme. Les autres recouvrent la précédente, et forment un exoderme multicellulaire, mais à une seule couche. Les cellules de la partie antérieure, en général différenciées, constituent la *tête* (*t*), et portent le nom de *cellules polaires* (*Dicyema*, *Dicyemennea*). Cette région antérieure n'est pas différenciée chez les Hétérocyémides (2 espèces : *Conocyema polymorphus*, parasite d'*Octopus vulgaris; Microcyema Vespa*, parasite de *Sepia officinalis*).

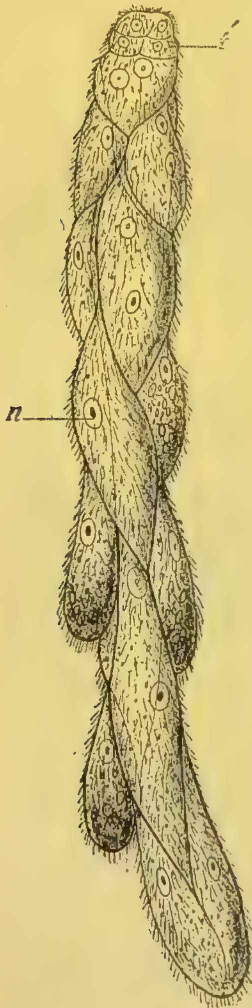


Fig. 72. — *Dicyema typus.* — *t*, tête; *n*, noyaux des cellules ectodermiques (Whitman).

Développement des Dicyémides. — La reproduction, fort curieuse, a pour siège unique la cellule endodermique. Celle-ci commence par donner par division une petite cellule à chacune de ses extrémités. A leur tour, ces deux cellules, par des bipartitions successives,

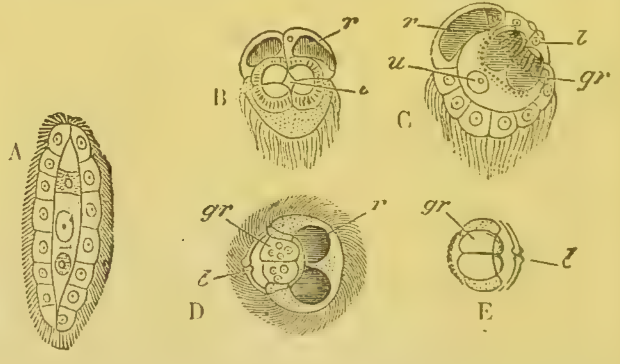


Fig. 73. — Développement du *Dicyema typus.* — A. Embryon vermiforme. — B. Embryon infusoriforme, vu de face. — C. Le même, vu de profil ; — D, le même, vu par le pôle supérieur. — E, détail de l'urne vue comme en D : *r*, corps réfringents ; *l*, couvercle de l'urne ; *gr*, corps granuleux remplissant la cavité de l'urne ; *u*, noyau de la cellule endodermique (van Beneden).

donnent naissance à un certain nombre d'autres cellules, qu'on désigne sous le nom de *cellules germes.* Chacune se développe en donnant un embryon ayant, à la taille près, l'organisation de l'adulte. Ce sont les *embryons vermiformes* (fig. 75 A), qui sortiront de l'organisme maternel par le pôle oral, pour se rendre dans le corps spongieux du Céphalopode qui leur sert d'hôte ; c'est là qu'ils arriveront à l'état adulte. On désigne sous le nom de *Nématogènes* les individus qui donnent ainsi naissance à des embryons vermiformes.

Il en est d'autres qui se comportent autrement, au moins dans les premiers temps. Ce sont les *Rhombogènes*.

Les cellules germes n'y dépassent pas le nombre de huit. Quand ce nombre est atteint, chacune d'elles se segmente et donne un groupe de cellules désigné par Whitman sous le nom d'*infusorigène;* il est constitué par une cellule centrale (*germigène*) entourée par un certain nombre d'autres cellules. Le germigène se divise un grand nombre de fois, et produit des cellules qui se détachent l'une après l'autre; ce sont elles qui formeront les *embryons infusoriformes*. Mais après que ce processus s'est continué quelque temps, les cellules issues du germigène dans une dernière génération, et les cellules qui entouraient ce dernier se séparent, remplissent la cellule endodermique du parent, et chacune d'elles donne un embryon vermiforme. L'individu, de rhombogène qu'il était, est devenu nématogène. C'est, suivant l'expression de Whitman, un *nématogène secondaire*.

Les *embryons infusoriformes* ont un aspect tout spécial (fig. 73, B-E). Ils ont la forme d'une toupie, dont la grosse extrémité, la *tête*, est dépourvue de cils, tandis que la queue, atténuée, est ciliée. Dans la tête, à côté de deux *corpuscules réfringents* (*r*) qui ne sont que deux cellules ectodermiques modifiées, se trouve un organe particulier, l'*urne*, dont les cellules internes présentent de nombreuses granulations, animées d'un mouvement continu, et qui peuvent être expulsées, semble-t-il, à la volonté de l'animal (*gr*).

On ignore le sort ultérieur de cet embryon infusoriforme. Deux hypothèses ont été émises à cet égard : suivant l'une, cette forme embryonnaire nageante, et vivant librement dans l'eau de mer, serait destinée à propager l'espèce, d'un Céphalopode à l'autre; d'après l'autre, cet organisme serait une forme adulte mâle, et les granules de l'urne représenteraient les spermatozoïdes.

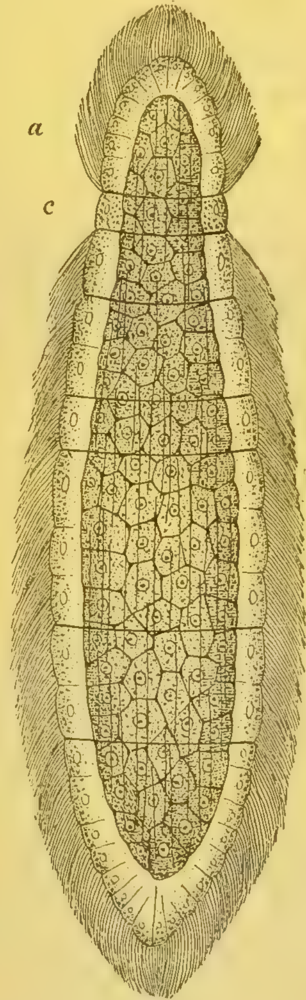


Fig. 74. — *Rhopalura Giardi*, femelle. — *a*, tête ; *b*, abdomen ; *c*, col (JULIEN).

ÉTUDE DES ORTHONECTIDES. — Les *Orthonectides* sont un peu plus élevés en organisation (fig. 74). L'endoderme est formé de plusieurs cellules. Le fait capital de l'anatomie de ce petit groupe est la différenciation des cellules endodermiques en deux espèces distinctes : les intérieures, polyédriques, destinées à produire les éléments reproducteurs; celles de la périphérie, fibrillaires, et transformées en éléments musculaires.

L'ectoderme est formé d'une seule couche de cellules ciliées, mais il est divisé par des sillons en un certain nombre d'anneaux (*a*, *b*, *c*). Le développement est de la plus grande simplicité, l'œuf se segmente et donne deux cellules : la plus grosse reste

longtemps stationnaire ; c'est la cellule entodermique. L'autre se segmente, et les cellules qu'elles donnent ne tardent pas à recouvrir la cellule entodermique. C'est alors que celle-ci va se diviser en trois cellules situées en file ; les deux extrêmes sont destinées à donner les fibrilles musculaires ; la cellule médiane donne, au contraire, les cellules reproductrices.

Ainsi constitués, les Mésozoaires, avec leurs deux feuillets, semblent bien former le trait d'union tant cherché entre les Protozoaires et les Métazoaires. Toutefois de graves objections ont été soulevées contre cette manière de voir. Pour que ce groupe soit bien justifié, il faudrait que sa simplicité d'organisation soit réellement primitive, et ne soit pas le fait d'une dégradation. A cette condition, on pourrait regarder les Mésozoaires comme représentant le stade par où les Métazoaires ont dû passer.

Mais ces faits sont loin d'être prouvés. Le parasitisme qui est la condition commune à tous les Mésozoaires entraîne toujours, comme on le sait, une dégradation organique très grande. Il en a donc dû être de même ici, et les Mésozoaires descendraient, par suite, d'êtres mieux organisés. Ce seraient des Métazoaires dégénérés. C'est encore ce que semble indiquer le mode de formation de la gastrula, par épibolie, mode qui ne se rencontre guère dans les formes primitives.

C'est surtout chez les Orthonectides que l'embarras est grand. Que représente cette couche fibrillaire interposée entre l'ectoderme et les cellules polyédriques de l'endoderme ? Sont-ce des éléments comparables aux cellules épithélio-musculaires des Cœlentérés ? Sont-ce au contraire les rudiments d'un véritable mésoderme, nés comme cela arrive souvent chez les Métazoaires, de l'endoderme? Ce sont là, dans l'état actuel de la science, des questions sans réponse. Si la seconde hypothèse était la vraie, les Orthonectides ne seraient même pas des Métazoaires dégénérés, ce seraient de vrais Métazoaires.

CHAPITRE IV

SPONGIAIRES

CLASSIFICATION

Classe I. — Éponges calcaires.

I. O. Homocèles. — Asconidés, Homodermidés, Leucopsidés.

II. O. Hétérocèles. — Syconidés (*Grantia*); Leuconidés.

Classe II. — Éponges siliceuses (= non calcaires).

I. O. Hexactinellidés.

1. S.-O. Lyssacines. — Euplectellidés, Hyalonemidés, Axonematidés, etc.

2. S.-O. Dictyonines. — Tretodictyidés, Mæandrospongidés, etc.

II. O. Hexacératinés. — Aplysillidés (*Aplysilla, Dendrilla*). — Myxospongiés (*Halisarca*).

III. O. Spiculispongiés [Chondrospongiés].

1. S.-O. Tetraxonidés. — Plakinidés, Tetillidés.

2. S.-O. Lithistidés.

3. S.-O. Monaxonidés. — Suberitidés, Clionidés.

4. S.-O. Oligosilicinés. — Chondrosiés.

IV. O. Cornacuspongiés.

1. S.-O. Halichondrinidés. — Spongillidés, Aulenidés.

2. S.-O. Cornés [= Keratosa] : Spongidés (*Euspongia, Hippospongia*), Spongelidés, Hircinidés ; Aplysinidés.

§ 1. *Définition, généralités.*

Les Spongiaires nous présentent les premiers exemples d'animaux formés de cellules associées en tissus : ce sont les plus simples des Métazoaires. Leur corps, quelquefois sacciforme, d'autres fois tout à fait irrégulier, est formé de cellules appartenant aux trois feuillets fondamentaux. Sa cavité intérieure est parcourue par un courant constant, dû au mouvement de cellules entodermiques rappelant l'aspect des Choanoflagellés (fig. 82). Les tissus sont presque toujours soutenus par un squelette interne formé de spicules calcaires ou siliceux, ou bien de fibres cornées.

Morphologie générale des spongiaires. — A. Éponges calcaires (1). — Pour avoir une idée de la morphologie générale des Spongiaires, et pour définir ce qu'on entend dans ce groupe par les noms d'*individu* et de *colonie*, il est indispensable de rappeler les conclusions auxquelles l'étude des Éponges calcaires a conduit Hæckel en 1872.

1° *Ascones*. — L'éponge la plus simple (fig. 75), celle que tous les zoologistes s'accordent à considérer comme le point de départ de toutes les autres formes, se réduit à un simple sac fixé par sa base, et dont la cavité communique avec l'extérieur : 1° par un grand nombre de pores très étroits, les *pores inhalants* (*p*), percés dans

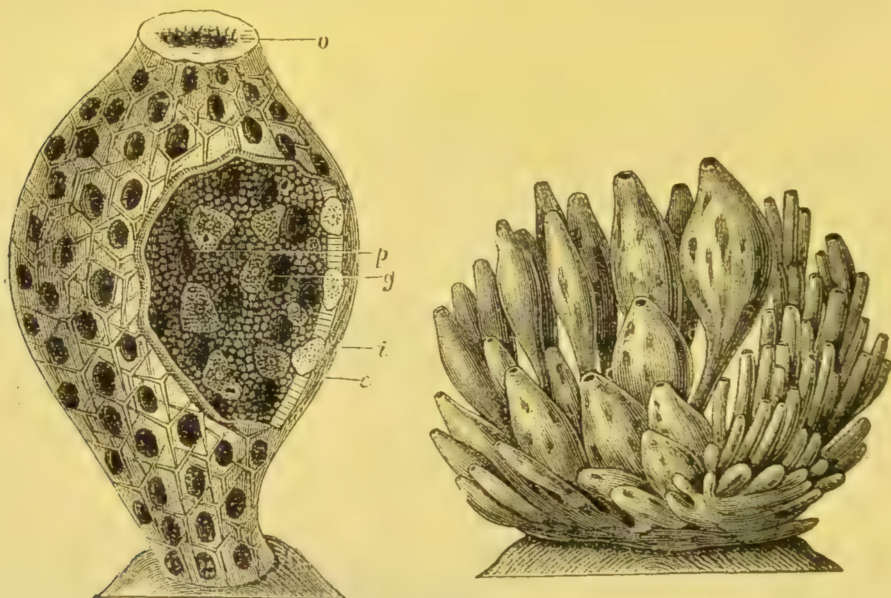


Fig. 75. — *Ascetta primordialis*.

les parois du corps ; 2° par un orifice plus considérable, l'oscule (*o*), placé au sommet du sac. L'eau pénètre constamment par les pores, pour ressortir par l'oscule.

La *paroi interne* du sac est tapissée par des cellules flagellifères à collerette (fig. 82), les *choanocytes*, qui, par le mouvement de leur flagellum, établissent le courant de liquide destiné à assurer l'alimentation et la respiration de l'animal. La *paroi externe* est formée de cellules très aplaties et pourvues aussi d'un flagellum. Ces derniers éléments ont souvent échappé aux observateurs, à cause de leur faible épaisseur. On considérait comme ectoderme ce qui est réellement la couche moyenne, le *mésoderme*. Celui-ci renferme les spicules, et est formé de cellules amiboïdes, noyées dans une substance interstitielle peu consistante.

(1) Hæckel, *Die Kalkschwämme*, Berlin, 1872.

Cette forme si simple est réalisée d'une façon tout à fait schématique dans une éponge calcaire, l'*Ascetta* (*Olynthus*) *primordialis*, où les spicules sont des étoiles à trois branches disposées avec la plus grande régularité, de manière à laisser les pores dans leurs intervalles. C'est le type des éponges simples, des *Ascones* de Hæckel.

Dans tout ce groupe, la cavité interne est tapissée de cellules toutes semblables, d'où le nom d'Homocèles appliqué aujourd'hui à ces Éponges.

Ce type simple nous permet déjà de faire quelques remarques sur la nature zoologique des Éponges. L'existence d'un véritable mésoderme nous permet de rejeter définitivement les anciennes théories tendant à relier d'une manière immédiate les Éponges aux Protozoaires.

L'analogie absolue des cellules à collerette avec les Choanoflagellés, qui d'ailleurs ont une très grande tendance à former des colonies, avait conduit J. Clark (1868) et après lui Saville Kent à considérer les Éponges comme des colonies de Flagellifères.

Envisageant au contraire la couche mésodermique, qu'ils considéraient comme la couche externe, et frappés des mouvements amiboïdes de ses cellules, des naturalistes tels que Carter, Carpenter, Gegenbaur ont considéré les Éponges comme des colonies de Rhizopodes; ils sont revenus depuis sur cette opinion.

En réalité, l'individu simple des Spongiaires est une *Gastréade*, déjà avancée en différenciation, puisqu'elle renferme un feuillet moyen pourvu de spicules. Elle dérive d'une larve sacciforme à trois feuillets, simplement par la formation de pores inhalants intéressant les trois feuillets, et faisant communiquer l'archentéron avec l'extérieur.

2° *Sycones*. — Le second degré de différenciation est fourni par le groupe des Sycones d'Hæckel (fig. 76 C). La forme est encore celle d'une urne avec une large ouverture supérieure. Mais les parois sont plus épaisses que chez les Ascones, et les pores inhalants donnent accès dans des canaux disposés côte à côte avec régularité, et débouchant eux-mêmes dans la cavité centrale.

Ces canaux seuls sont tapissés par des choanocytes, tandis que la paroi de la grande cavité est formée de cellules plates, identiques à celles qui forment l'ectoderme. Il y a donc deux sortes de cellules entodermiques, et les Éponges calcaires de ce groupe reçoivent le nom d'Hétérocèles.

On pourrait être tenté de considérer les Sycones comme des individus de même ordre que les Ascones, mais seulement plus différenciés. Hæckel a admis au contraire que chacun des canaux

radiaires du Sycon est homologue à la cavité centrale d'une Éponge-

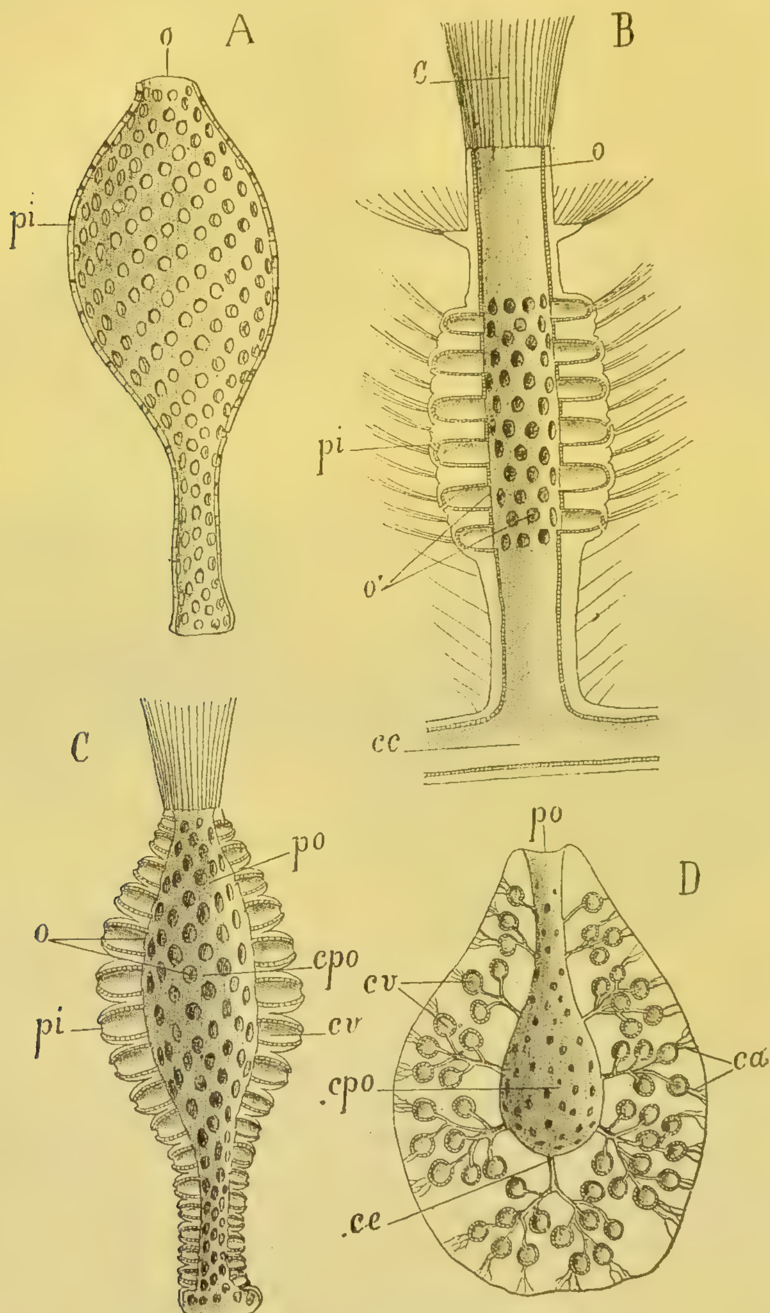


Fig. 76. — Schéma des divers types d'Éponges calcaires. — A. *Ascon*. — B. *Homoderma sycandra* (Lendenfeld). — C. *Sycon*. — D. *Leucon*. — *pi*, pores inhalants ; *cv*, corbeilles vibratiles ; *o*, oscules ; *o'*, ouverture des chambres latérales dans la cavité centrale d'*Homoderma* ; *po*, préoscule ; *cpo*, cavité préosculaire ; *ca*, canaux afférents ; *ce*, canaux efférents ; *cc*, canaux de communication entre les divers individus.

simple ; le Sycon est donc une colonie d'Éponges simples, accolées par leurs parois latérales, et disposées ensemble autour d'une cavité

centrale. Cette manière de voir est basée sur la facilité avec laquelle les Éponges simples bourgeonnent, et produisent des colonies d'individus réunis par leurs pédoncules, mais cependant distincts, comme cela a lieu chez le *Soleniscus gracilis*. En supposant un bourgeonnement latéral régulier, suivi de la soudure des individus ainsi produits, on arrive sans peine à concevoir la formation du Sycon (1).

3° *Leucones*. — Le degré le plus compliqué qu'on rencontre dans les Éponges calcaires caractérise les *Leucones* (fig. 76 D). On peut définir ces dernières comme constituées par une épaisse masse de mésoderme, revêtue d'exoderme et traversée en tous sens par des canaux aquifères. Sur le trajet de ceux-ci sont placées des dilatations nettement délimitées; c'est dans ces chambres que se localisent les cellules à collerette; aussi leur donne-t-on le nom de *chambres* ou *corbeilles vibratiles*.

Les canaux sont au contraire uniformément revêtus de cellules flagellifères, plates et dépourvues de collerette, semblables à celles de l'exoderme, et passant aux cellules à collerette sur les bords des corbeilles vibratiles, par des transitions ménagées.

La genèse de ces colonies complexes s'explique aisément en partant soit des Ascones, soit des Sycones. Si on étudie par exemple le genre *Ascandra*, défini par la présence de trois formes de spicules, on trouve des espèces à individus isolés, d'autres formant des colonies dont les membres sont simplement accolés par la base de leur pédicelle, d'autres enfin formant des colonies arborescentes, où le bourgeonnement, très actif, se fait à tous les niveaux. Dans une colonie d'*Ascandra pinus*, il existe par suite un système de canaux arborescents, dont chaque branche terminale aboutit à un individu. Une telle colonie diffère d'un *Leucon* : 1° par la présence d'un oscule spécial à chaque individu; 2° par la séparation encore très nette des individus.

En partant des Sycones, on trouve les mêmes stades de complication; mais les formes élevées se rapprochent encore plus des Leucones; car les individus n'y peuvent plus être distingués et sont noyés dans une masse commune (2).

D'après ces données, la morphologie des *Leucones* s'explique

(1) Une remarquable forme de passage des Ascones aux Sycones est présentée par les *Homoderma* (fig. 76 B), où les parois de la cavité interne, encore revêtues partout de choanocytes, se plissent de façon à former des chambres juxtaposées.

(2) Les Sycones passent nettement aux Leucones par les *Sylleibidés* (*Vosmaera* [= *Leucetta*], *Polejna* [=*Leucilla*]) dont le corps est un tube à parois épaisses, où sont creusées des chambres régulièrement distribuées, ciliées, cylindriques et radiaires, en communication avec l'extérieur par des conduits rectilignes, avec la cavité interne du tube par des canalicules ramifiés.

par un processus assez net de bourgeonnement. Il est naturel d'admettre, avec O. Schmidt et Hæckel, que l'individualité correspondant à l'*Éponge simple* se retrouve dans la *corbeille vibratile*, qui est elle-même l'homologue de l'un des *canaux radiaires* des Sycones.

Les vues d'Hæckel sont admises aujourd'hui par tous les zoologistes qui se sont occupés des Éponges. Il ne s'agit pas de prétendre que la forme vivante *Ascetta primordialis* est exactement la forme ancestrale de toutes les Éponges calcaires ou siliceuses; mais l'on peut admettre, avec Lendenfeld, F.-E. Schultze, Carter, Sollas, etc., que l'éponge primitive est aussi rapprochée que l'on

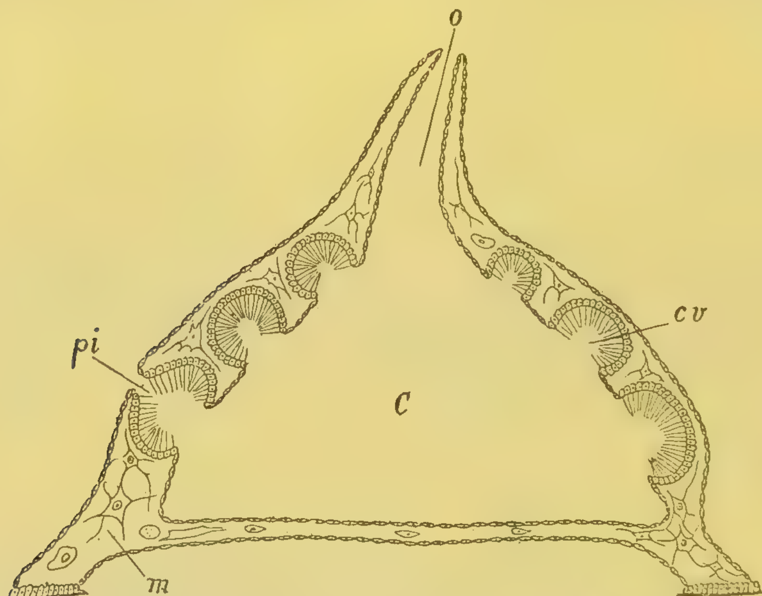


Fig. 77. — Section verticale d'un Rhagon : — *cv*, corbeille vibratile ; *pi*, pore inhalant ; C, cavité préosculaire ; *O*, préoscule ; *m*, mésoderme (SOLLAS).

voudra de l'*Ascetta*, celle-ci n'en différant guère que par la forme et la nature chimique déjà spécialisée des spicules.

B. ÉPONGES SILICEUSES. — Les Éponges siliceuses, cornées ou dépourvues de spicules, ne présentent pas les stades de différenciation que les Éponges calcaires nous ont permis d'étudier. Elles sont toutes pourvues de corbeilles vibratiles, dont la forme diffère sans doute de celle des Leucones, mais qui leur sont tout à fait homologues. C'est là que se localisent les cellules à collerettes ; des canaux afférents et efférents servent au transport de l'eau ; ils sont revêtus de cellules plates.

Sollas a montré, en s'appuyant sur le développement des Tétractinellidés, par quel processus graduel arrivaient à se constituer les formes les plus compliquées. Il a appelé *Rhagon* (fig. 77) une forme larvaire peu différente des Sycones : c'est un organisme

comparable à un sac aplati par sa base, s'ouvrant à son sommet par une ouverture en forme de cheminée. Les parois épaissies sont creusées de corbeilles vibratiles, sphériques, s'ouvrant largement dans la cavité centrale (ou cavité gastrique) par des orifices qui sont les véritables oscules. Les pores afférents sont ici de courts canaux, qui conduisent de l'extérieur dans les chambres : il y en a toujours plusieurs pour chacune des chambres. Quant au fond du sac, constitué par la portion en contact avec le support, il est dépourvu de corbeilles vibratiles. Nous avons ici manifestement affaire à une colonie simple, homologue d'un Sycon, et qui n'en diffère que par la transformation des canaux radiaires en chambres hémisphériques (1).

Telle est la forme primitive dont toutes les Éponges siliceuses sont dérivées, par des modifications que nous allons passer en revue.

Morphologie extérieure. — Un organisme constitué comme nous venons de le voir, quel que soit d'ailleurs le degré de complication qu'atteigne son appareil canaliculaire, peut prendre les formes les plus variées. Quelquefois, il s'étale en lames avec deux faces semblables ou dissemblables. Mais la forme de coupe est le plus généralement répandue. Les pores inhalants se trouvent alors, en général, à la partie inférieure ou externe de la coupe, tandis que les oscules sont disposés à la partie opposée.

Cette disposition cupuliforme, en s'exagérant, donne des tubes allongés, à l'intérieur desquels débouchent les oscules. La cavité ainsi formée s'appelle *cavité préosculaire*, et son ouverture le *préoscule* (*Chalinopsilla tuba*, *Aplysina Archeri*).

Dans des cas plus rares, la disposition des orifices est inverse, et les pores inhalants s'ouvrent dans la cavité du tube, qui, dans ce cas, porte le nom de *cavité pseudosculaire*, et communique avec l'extérieur par le *pseudoscule*.

Ces cavités pré- et pseudo-osculaires sont de simples vestibules, formés par le reploiement du corps même de l'éponge ; elles sont extérieures à l'organisme, et sont tapissées d'exoderme, tout comme la surface externe.

Très fréquemment plusieurs tubes de ce genre s'associent à

(1) Le type *Rhagon* se rattache aux types des Éponges calcaires d'une façon très nette. Le passage aux Ascones se fait par le *Leucopsis*, qui est nettement homocèle, mais dont la cavité a les parois plissées comme dans *Homoderma*. Seulement, les chambres ainsi formées, hémisphériques tout comme celles du *Rhagon*, communiquent avec l'extérieur par plusieurs pores inhalants. Les Sycones à leur tour se relient au Rhagon, par les Utéinés, où plusieurs chambres en doigts de gant viennent déboucher au même point dans la chambre gastrique. Chez *Amphidiscus*, le vestibule ainsi formé s'agrandit, et les chambres deviennent sphériques, de sorte que chaque groupe ressemble à un *Rhagon*.

leur base, de façon à former une épaisse masse commune, d'où émergent de nombreux tubes vestibulaires (*Hippospongia canaliculata*). Enfin, les tubes eux-mêmes, au lieu de rester distincts, peuvent se souder par leurs parois extérieures. L'éponge constitue alors soit une lame méandrinoïde (*Sigmatella corticata*, var. *flabellum*), soit une masse compacte, irrégulière, percée de nombreuses cavités tubulaires, comme cela a lieu dans l'*Éponge ordinaire*. Dans ces cas de coalescence, les larges cavités qui parcourent le corps de l'Éponge sont encore des cavités vestibulaires, mais elles sont à la fois afférentes et efférentes; car, la surface externe du tube ayant disparu, oscules et pores inhalants doivent s'ouvrir dans les mêmes cavités.

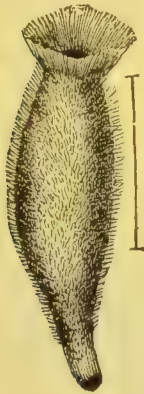


Fig. 78. — *Sycandra ciliata* Hck, montrant les soies qui entourent le préoscule.

Les préoscules prennent, dans tous les cas, une grande importance; aussi peut-il arriver qu'il se crée des parties spéciales destinées à les protéger (fig. 78). Très fréquemment, les bords de l'ouverture s'épaississent et donnent une membrane annulaire qui rétrécit la lumière, en ménageant simplement un étroit orifice. Dans quelques cas même, la membrane recouvre entièrement l'ouverture, et le tube préosculaire ne communique plus avec l'extérieur que par de petits pores percés dans cette membrane (*Aulena crassa*, quelques *Hippospongia*).

Il importe d'insister sur ce fait que la forme extérieure est indépendante de la complication interne. L'appareil aquifère peut présenter des degrés très variés dans des formes semblables extérieurement. Il peut d'autre part se constituer des colonies d'aspect extérieur plus ou moins compliqué, sans que la structure générale des tissus en soit affectée profondément. Enfin le groupement de plus en plus complexe des individus complique seulement la forme extérieure, mais n'entraîne pas la formation d'organes nouveaux. La division du travail physiologique est ici absolument nulle et n'atteint en aucune façon les individus associés, qui restent entièrement équivalents entre eux.

Il nous faut maintenant entrer un peu plus avant dans le détail de la structure des *Spongiaires*, que nous venons de définir et d'étudier dans leur morphologie générale.

Nous aurons ici de véritables tissus à décrire; mais on ne saurait retrouver les divers appareils physiologiques que nous avons indiqués précédemment, et que nous retrouverons constamment

plus haut. Ils sont, chez les Éponges, tout à fait indistincts. On ne peut les étudier qu'en examinant la nature même et la disposition réciproque des éléments qui composent une Éponge.

Les recherches précises relatives à ce sujet délicat sont assez récentes. Elles sont dues surtout à Franz Eylar Schultze, à Sollas et à Lendenfeld. Nous nous proposons de les résumer ici brièvement, en prenant pour base les exposés de l'état de nos connaissances à cet égard, donnés à plusieurs reprises par le dernier auteur dans les *Zoologische Jahrbücher* et surtout dans sa belle *Monographie des Éponges cornées*.

§ 2. — *Formations épithéliales*.

Forme des éléments épithéliaux. — Les tissus épithéliaux des Éponges appartiennent à l'exoderme ou à l'endoderme. Partout, ils présentent une seule couche de cellules; cela établit une différence essentielle avec les Cœlentérés, où l'épithélium est souvent formé de plusieurs assises de cellules. Les cellules exodermiques (fig. 83, *a*) sont plates, polygonales, juxtaposées, à protoplasma clair, sauf autour du noyau; dans des cas assez nombreux on a pu leur découvrir des flagellums. Les cellules typiques de l'endoderme sont au contraire des choanocytes. Mais elles ne sont toutes semblables que chez les *Sycones*. Dans tous les autres cas, elles sont localisées dans les corbeilles, le reste de l'appareil aquifère étant tapissé de cellules plates, généralement non ciliées (fig. 82, *e*). Les cellules à collerette (fig. 82, *c*) sont très allongées, arrondies à leur base et non cohérentes entre elles. Elles sont attachées à une membrane anhiste, et sont tantôt régulièrement cylindriques, tantôt atténuées à la base de la collerette; celle-ci est rigide; le protoplasma du reste de la cellule est extrêmement riche, et le flagellum, qui est très développé, s'y enfonce par plusieurs prolongements. Son mouvement est toujours très actif.

La disposition des cellules endodermiques est un peu différente chez les Hexactinellidés (fig. 80); elles y sont dépourvues de collerette, et, comme dans les autres cas, espacées les unes des autres; mais elles sont unies aux quatre cellules voisines par des prolongements en croix, qui donnent à l'ensemble l'aspect d'un réseau quadrillé d'une grande régularité.

Des observations, sur lesquelles il serait trop long d'insister (1), ont amené divers auteurs à considérer les cellules plates qui

(1) Metschnikoff, Z. W. Z., t. XXXII, 1879; — Lendenfeld, Z. W. Z., t. XXXVIII, 1883; — Krukenberg, *Vergl. Physiol. Stud.*, t. I, 1881.

tapissent les canaux aquifères, comme particulièrement aptes à l'absorption, tandis que les cellules à collerette, outre leur rôle bien évident dans la production des courants d'eau, auraient de plus des propriétés excrétrices.

Disposition du système des canaux. — Maintenant que nous connaissons les éléments histologiques épithéliaux, il nous faut étudier les formations épithéliales dans leur ensemble.

Nous avons vu que, outre le revêtement intérieur et extérieur, elles constituent la paroi même des canaux aquifères. Il nous reste à étudier la disposition de ce système de canaux.

La description que nous en avons donnée pour les formes les

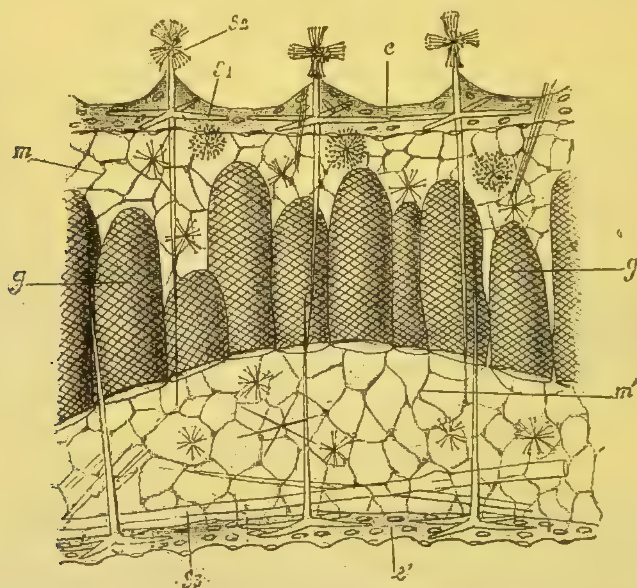


Fig. 79. — Coupe à travers un Hexactinellidé (*Tægeria pulchra*). — *e*, membrane dermale; *m*, zone des espaces subdermiques; *g*, corbeilles vibratiles; leurs larges ouvertures inférieures sont réunies par la membrane réticulée; *m'*, zone des espaces subgastriques; *e'*, membrane gastrale; s_1, s_2, s_3, spicules (Schultze).

plus simples (*Homocèles*, *Sycones*) peut être considérée comme suffisante.

Dans les types supérieurs, des complications se produisent, qui nécessitent une description plus détaillée. Ces complications s'expliquent d'ailleurs par des considérations fort naturelles, que Schultze a établies chez les *Plakinidés*, et que divers auteurs ont étendues aux autres groupes. A mesure que les parois de l'Éponge primitive ou même du *Sycon* s'épaississent, le système de canaux se constitue par un système afférent provenant de la surface externe de l'éponge, tandis qu'un système efférent, provenant de la cavité centrale, vient à la rencontre du premier et aboutit

comme lui aux corbeilles vibratiles. Cela posé, l'extrémité externe des canaux afférents se renfle, comme cela se voit déjà dans le *Sycandra arborea*, et il se forme ainsi une série de cavités situées entre l'ectoderme et la zone des corbeilles vibratiles. L'importance de ces cavités s'accroît à mesure qu'on s'adresse à des Éponges de plus en plus élevées (fig. 79, *m*). Elles se ramifient irrégulièrement, peuvent s'anastomoser, se fondre les unes avec les autres, et former ainsi un réseau important de lacunes. Ce réseau délimite entre lui et l'extérieur une couche corticale, comprenant une lame de mésoderme entre deux lames d'ectoderme : c'est le *tégument* ou *écorce* (*ectosome*) de l'Éponge, et les espaces lacunaires sont les *espaces subdermiques*.

L'ectosome reste mince dans les *Hexactinellidés*, les *Hexacératinés* et les *Cornacuspongiés*. Peu à peu, les canaux qui mettent en communication ces espaces avec l'extérieur se raccourcissent et se réduisent à de simples *pores inhalants*, conduisant dans les espaces subdermiques; de ceux-ci, partent les canaux afférents proprement dits, qui aboutissent aux corbeilles. L'ectosome s'épaissit au contraire fortement dans les *Chondrospongiés*, et peut se renforcer par des fibres cornées, des amas de spicules ou de grains de sable.

Entrons maintenant dans les dispositions particulières aux divers groupes.

A. Hexactinellidés. — Malgré des différences considérables dans la forme extérieure, tous les *Hexactinellidés* peuvent être définis d'une manière uniforme, comme ayant la forme d'un sac dont la cavité est une cavité préosculaire. La paroi de ce sac constitue tout le corps de l'Éponge. Elle est formée des parties suivantes (fig. 79):

1° A l'extérieur, est une mince membrane cellulaire, la *membrane dermale* (*e*), percée de nombreux orifices, les *pores inhalants*, par où l'eau arrive à l'Éponge; elle représente l'ectosome;

2° Les pores conduisent l'eau dans la zone des *espaces subdermiques* (*m*), parcourus par de fins trabécules mésodermiques revêtus d'épithélium ;

3° Ces derniers vont se rattacher à la zone des *chambres vibratiles*, qui forme la partie essentielle de l'Éponge. Ces chambres (*g*) ont la forme de doigts de gants juxtaposés, mais non coalescents. Leur large ouverture est constamment tournée vers l'intérieur, tandis que leur extrémité aveugle plonge dans la zone des espaces subdermiques. L'eau, qui a pénétré dans ces espaces, arrive dans les chambres par une série de petits orifices, percés dans leur paroi (fig. 80, *p*), pour ressortir par la large ouverture.

Les ouvertures des chambres sont réunies directement entre elles par une membrane, qui se continue par les parois des chambres elles-mêmes, de sorte qu'on pourrait considérer celles-ci comme dues au refoulement de cette membrane, qu'on nomme *membrane réticulée*, à cause de sa structure particulière (fig. 80). Les cellules qui la forment reposent sur une membrane anhiste, continue sauf au niveau des pores afférents. Comme nous l'avons déjà indiqué plus haut, ce sont de petits corps nucléés, disposés en lignes à peu près à angles droits, et distants d'environ 60 μ. Elles sont réunies entre elles par de petits filaments protoplasmiques irrégulièrement anastomosés, mais surtout par des rubans protoplasmiques plus volumineux, disposés en croix, et allant aux quatre cellules les plus voisines.

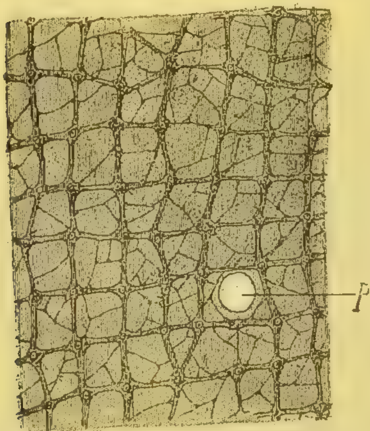


Fig. 80. — Réticulum des corbeilles vibratiles d'un Hexactinellidé; — *p*, pore afférent (Schultze).

De là l'aspect d'un réseau quadrillé assez régulier. Chaque cellule porte sans doute un flagellum, mais cela n'a pu être suffisamment constaté sur les échantillons conservés qui ont seuls été étudiés; il n'existe pas de collerette.

4° Immédiatement après la zone des chambres vibratiles, se trouve une zone d'espaces *subgastriques*, tout à fait semblable aux espaces subdermiques (fig. 79, *m*) et parcourue également par un réseau de trabécules anastomosés.

5° Enfin, du côté intérieur, la paroi est limitée par une membrane cellulaire (*e'*) semblable à la membrane dermale, avec laquelle elle se continue. Mais ses perforations sont si nombreuses qu'elle se transforme en un simple réticulum. C'est la *membrane gastrale*.

En résumé, au point de vue de la complication organique, les Hexactinellidés les plus simples peuvent être sensiblement comparés à un *Rhagon*; elles s'élèvent par conséquent au-dessus du stade Sycon. Dans les Hexactinellidés plus élevés, le plissement de la membrane réticulée divise la cavité centrale en un certain nombre de parties, dont chacune peut être comparée à un *Rhagon*. Ainsi, la complication s'élève progressivement.

B. Hexacératinés. — Aux Hexactinellidés, se rattache, d'après Lendenfeld, un groupe important d'Éponges cornées, les Hexacératinés, où la disposition générale est à peu près sem-

blable à ce que nous venons de décrire. Seulement les cellules de la paroi des chambres sont de forme ordinaire, et l'endoderme ne présente pas la structure réticulée des Hexactinellidés.

Les orifices des chambres vibratiles s'ouvrent dans les espaces subgastriques; mais il peut se faire aussi que ces derniers dispa-

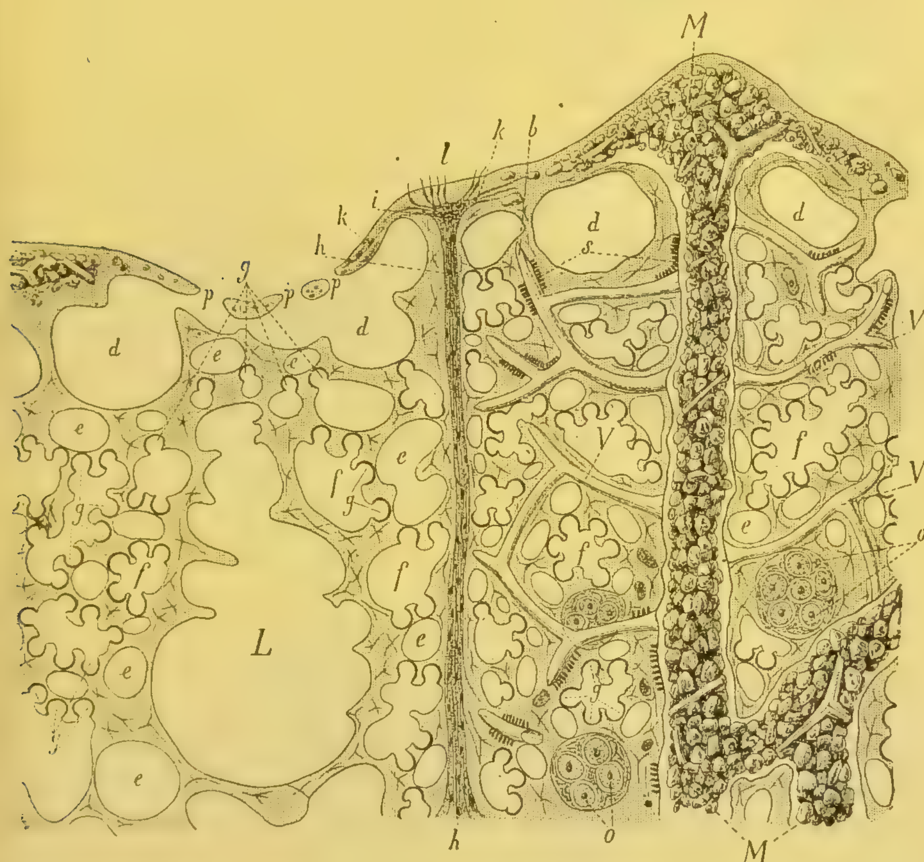


Fig. 81. — Coupe générale dans le corps d'une *Hippospongia canaliculata* : — *p*, pores inhalants; *d*, cavités subdermiques du système inhalant; *e*, canaux afférents; *f*, canaux efférents; *g*, chambres vibratiles; L, lacunes du système efférent; M, fibres principales rayonnantes; V, fibres cornées connectives; *b*, leur extrémité; *s*, spongoblastes; *h*, membrane musculaire, séparant la portion pourvue de squelette de la portion sans squelette; *i*, coupe du cordon ganglionnaire terminant la membrane musculaire; *k*, nerf tangentiel; *l*, cellules sensitives; *o*, œufs (Lendenfeld).

raissent entièrement; les chambres communiquent alors directement avec le tube préosculaire.

C. Chondrospongiés et cornacuspongiés. — Dans le dernier groupe des Éponges siliceuses, le mésoderme prend un développement considérable autour des corbeilles vibratiles (fig. 81). Celles-ci diminuent de grandeur, deviennent sphériques, et s'ouvrent par de larges oscules, réduisant quelquefois la cavité à la moitié de la sphère (*g*).

Les *pores inhalants* (*p*) donnant accès à l'eau sont quelquefois épars et répandus sur toute la surface externe de l'éponge. Mais souvent, la surface extérieure se relève en nombreux replis limitant des anfractuosités circulaires. Les pores inhalants se localisent dans le fond de ces cavités. Peu à peu ces cavités s'approfondissent, et s'ouvrent à l'extérieur par des orifices spéciaux, qu'il ne faut pas confondre avec les oscules. Ce sont des *pseudoscules*, et les cavités où ils conduisent et où s'ouvrent les pores inhalants sont les *cavités pseudosculaires*. Ces orifices se différencient, s'entourent de bourrelets, dont le rôle est de resserrer l'entrée des cavités pseudosculaires.

A un degré plus élevé de différenciation, les pseudoscules sont recouverts par une membrane percée de petites ouvertures. Enfin, dans les cas d'extrême différenciation, cette membrane s'épaissit, et les orifices conduisant aux cavités pseudosculaires se transforment en véritables canaux. L'écorce ne porte plus alors que de petits pores, ressemblant à des pores inhalants.

Qu'ils prennent leur origine à l'extérieur ou dans des chambres pseudosculaires, les pores inhalants conduisent aux *espaces subdermiques* (*d*). Ceux-ci restent larges chez la plupart des Cornacuspongiés. Mais chez les Chondrospongiés, ils se circonscrivent et se réduisent à des tubes ou à des chambres, isolées les unes des autres, et pouvant avoir, dans quelques cas, une paroi musculaire.

Lorsqu'il existe des chambres pseudosculaires, il semble qu'il y ait deux zones superposées d'espaces subdermiques. Nous avons vu que morphologiquement il n'en est rien (1).

Toute la région périphérique, où sont creusées les cavités que nous venons d'énumérer, ne renferme jamais de corbeilles vibratiles; elle constitue l'*ectosome*, tandis que la portion centrale, où sont localisées toutes les chambres vibratiles, est le *choanosome*.

A la suite des espaces subdermiques viennent les *canaux afférents* (*e*), étroits, ramifiés en branches d'une finesse extrême et dont plusieurs à la fois (fig. 82, *i*) arrivent à une *corbeille vibratile*. Les corbeilles sont tapissées uniformément de cellules à collerette. Chez les *Spongélidés* toutefois, ces éléments caractéristiques ne sont développés que sur une étendue restreinte des corbeilles. Les corbeilles, comme nous l'avons déjà dit, sont

(1) Quelques auteurs trompés par cette apparence considèrent les chambres pseudosculaires comme les vrais espaces subdermiques, et donnent aux chambres profondes le nom de *cryptes sous-corticales*. D'après l'exposé que nous venons de faire, l'anatomie comparée montre que cette interprétation est contraire à la réalité.

petites et sphériques. Un seul orifice sert constamment à la sortie de l'eau.

La disposition des corbeilles par rapport aux conduits efférents présente trois types distincts :

1° Dans les cas les plus simples, les corbeilles sont groupées autour des cavités efférentes, où elles s'ouvrent par de larges oscules, qui réduisent la cavité de la corbeille à une demi-sphère.

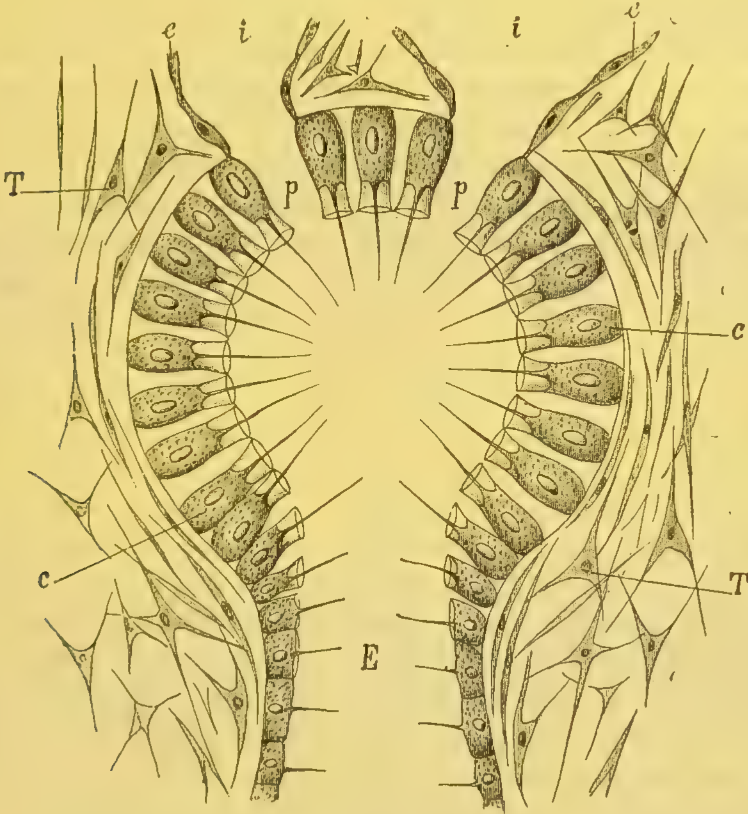


Fig. 82. — Corbeille vibratile d'*Euspongia officinalis*. — *i*, canaux afférents ; *e*, cellules aplaties formant leur revêtement ; *p*, leurs orifices dans les corbeilles ; *c*, choanocytes ; E, canal efférent ; T, cellules mésodermiques (d'après LENDENFELD).

C'est le cas du *Rhagon* et des *Spongidés*. Ce type de corbeille est dit *eurypyle* (fig. 81, *f*, *g*).

2° D'autres fois chaque corbeille est en communication avec les cavités efférentes par un canal long et étroit, qui ne se ramifie pas. C'est le type *aphodal* (*Spongélidés*, *Tétillidés*).

3° Enfin les cavités afférentes et efférentes peuvent entrer en relation par un réseau de fins canalicules étroits, sur le trajet desquels les corbeilles vibratiles se présentent comme de simples dilatations. Chacune d'elles n'a alors qu'un orifice d'entrée, et un orifice de sortie. C'est le type *diplodal*. Nous l'avons vu déjà réalisé chez les *Leuconidés*, parmi les Éponges calcaires.

Les *cavités efférentes* (*f*, L) forment le plus souvent de grands tubes cylindriques, rectilignes, faciles à observer chez beaucoup d'Éponges communes. Ces tubes parcourent dans l'ectosome un trajet plus ou moins long, parallèlement à la surface de l'Éponge, et sont fréquemment traversés par des membranes et des trabécules (*Hippospongia*). Les oscules, où se terminent ces tubes, doivent être par suite comparés à l'orifice supérieur du *Sycon*. Ce sont en réalité des préoscules. Il est clair que, lorsque l'on n'a à sa disposition que le squelette, il devient difficile, on peut même dire impossible, de distinguer ces orifices des pseudoscules servant d'ouvertures aux cavités inhalantes.

Si on joint à cela les dispositions complexes que nous avons signalées dans le système inhalant, on arrive à se rendre compte du degré extrême de complication que peut atteindre le système aquifère d'une Éponge aussi élevée que l'Eponge commune.

§ 3. — *Formations mésodermiques.*

Caractères généraux du mésoderme. — Le tissu mésodermique a chez les Éponges une importance qu'on n'avait pas soupçonnée jusqu'à ces dernières années. Chez les Cœlentérés, les éléments musculaires, nerveux et reproducteurs proviennent de l'exoderme et restent inclus dans l'épithélium, ou tout au moins dans le voisinage de cette couche ; chez les Éponges, au contraire, ces tissus résultent de la différenciation d'un feuillet indépendant, d'un véritable feuillet mésodermique. Ce mésoderme tire son origine de cellules *entodermiques*, qui, de très bonne heure, s'enfoncent dans la gelée anhiste ou *mésoglée* qui sépare primitivement les deux feuillets, et qui, chez les Cœlentérés, existe seule entre l'exoderme et l'endoderme. Ces cellules mésodermiques poursuivent leur évolution, et se transforment en *cellules conjonctives propres*, en *fibres musculaires*, en *cellules ganglionnaires* et *sensitives*, en cellules *glandulaires*, en *spongoblastes*, en *éléments reproducteurs*.

On ne considère donc plus le mésoderme des Éponges comme un *syncitium*, ainsi que le voulaient O. Schmidt et avec lui Hæckel et Marshall; on admet avec Schultze, Lendenfeld, etc., que la substance fondamentale est intercellulaire, comme dans les tissus conjonctifs. Le mésoderme reste encore peu développé chez les Eponges inférieures (*Homocèles*, *Hexactinellidés*, *Hexacératinés*); il s'épaissit et peut prendre une grande importance dans les autres groupes.

1° *Cellules mésodermiques embryonnaires.* — Certains des éléments cellulaires du mésoderme ont un caractère embryonnaire

incontestable et peuvent être considérés comme l'origine de tous les autres. Ce sont des *cellules amiboïdes* (Lieberkühn, F. E. Schultze), de grandes dimensions, granuleuses, à protoplasma épais, lobé et capable de s'étirer en pseudopodes. Ces éléments cheminent dans la substance fondamentale et sont particulièrement abondants au voisinage des espaces subdermiques.

Récemment, Lendenfeld, s'appuyant sur les travaux de Metschnikoff relatifs aux fonctions des leucocytes des animaux en général, leur attribua la propriété de se rassembler à certaines places pour favoriser la régénération des parties lésées et la guérison des autres éléments. Une partie de ces éléments forment, par divisions successives suivies de différenciation, les éléments génitaux, les glandes cutanées, les spongoblastes, etc. Les autres gardent constamment leur caractère primitif, et peuvent être comparés aux leucocytes.

2° *Cellules conjonctives.* — Dans toute l'étendue du mésoderme, on observe des *cellules conjonctives propres* (fig. 82, T) multipolaires, très irrégulières, anastomosées par leurs longs prolongements, de manière à former un réseau continu (Schultze). Elles sont abondantes le long des fibres du squelette, près des parois des canaux et des capsules génitales. Elles prennent graduellement, quand on s'approche de la surface, la forme de fibres allongées, bipolaires, souvent associées par groupes; elles constituent en particulier, sous cette forme, les éléments principaux des fines membranes, et aussi l'appareil de soutien longitudinal des canaux (Schultze). Ce sont encore elles qui se groupent de manière à produire des capsules résistantes, à l'intérieur desquelles se développent les produits génitaux (Metschnikoff, Schultze, Lendenfeld), par exemple chez *Dendrilla*, *Aplysina*, etc. Ces deux sortes d'éléments conjonctifs propres ne diffèrent en rien de ceux qu'on observe chez les animaux supérieurs; leur noyau est très petit et leur protoplasma très granuleux. Il est probable qu'elles proviennent de cellules amiboïdes différenciées.

3° *Cellules musculaires.* — La contractilité a été observée maintes fois dans les Éponges depuis Aristote. Les éléments contractiles sont des fibres volumineuses allongées (fig. 83 A, *g*), à gros noyaux ovales, découvertes par Schultze dans l'écorce d'un certain nombre d'Éponges. Elles sont absolument comparables aux fibres musculaires et, comme celles-ci, tantôt isolées, tantôt associées en faisceaux ou en membranes (fig. 81, *h*). On les trouve principalement autour des pores, dans les membranes criblées qui obturent les pseudogastres, dans les grands canaux afférents, les espaces subdermiques, etc.; elles sont fréquemment disposées

en sphincter. Elles abondent surtout dans le tégument; de puissants faisceaux s'insèrent à l'extrémité distale des filaments cornés, et se rendent d'autre part jusqu'à la surface de l'Éponge.

4° *Système nerveux.* — Aristote savait que les Éponges sont sensibles. La première découverte des éléments sensitifs est due à Stewart, qui, en 1884, fit des préparations des *palpocils* de *Grantia.* Les observations ultérieures et très concordantes de Stewart et de Lendenfeld ont fait connaître, non seulement les terminaisons neuro-épithéliales, mais aussi les éléments ganglionnaires, dont l'existence, longtemps contestée, ne peut plus être mise en doute. Leur connaissance est d'ailleurs loin d'être complète.

La forme la plus simple d'éléments nerveux a été décrite chez les *Chalinidés* : autour des pores inhalants, existent des cellules multipolaires volumineuses dont un prolongement arrive jusqu'à l'extérieur. Ordinairement les cellules ganglionnaires sont associées à des cellules sensitives allongées (fig. 83, A, *e*, *c*). Ces dernières sont très nettement comparables aux cellules neuro-épithéliales d'un grand nombre d'animaux supérieurs, en particulier aux *cellules de Flemming* des Mollusques. Ce sont des éléments fusiformes pourvus de deux prolongements égaux, graduellement atténués. Le prolongement distal fait saillie au dehors entre les cellules plates de l'ectoderme; l'autre reste simple ou bien se divise en deux ou plusieurs filaments, mais il est toujours en relation avec les prolongements des cellules ganglionnaires. Dans les cas les plus simples (*Leuconidés*), ces petits appareils sensoriels sont irrégulièrement disposés, mais parfois ils peuvent s'assembler en des groupes compacts, surmontant un amas de cellules ganglionnaires.

Chez la *Sycandra arborea*, la *Dendrilla cavernosa*, etc., existent des anneaux nerveux continus autour des pores de la membrane qui couvre les pseudoscules, et chaque cellule multipolaire se prolonge par plusieurs éléments fusiformes ou *palpocils.* La différenciation atteint son maximum chez l'*Hippospongia canaliculata* (fig. 81). Des membranes musculaires séparent les parties exclusivement molles des parties pourvues de squelette; ces membranes, perpendiculaires à la surface, portent sur leur crête un cordon nerveux continu de cellules multipolaires, d'où partent en éventail un grand nombre de *palpocils* (fig. 83, A, *b*, *c*).

Enfin une forme assez différente d'organe sensoriel est représentée précisément par les formations que Stewart a découvertes tout d'abord chez les *Grantia*, et auxquelles Lendenfeld a donné le nom de *synocils* (fig. 83, B). Ce sont simplement des groupes de cellules multipolaires (*s*) dont un prolongement (*m*) se développe

outre mesure. Les cils ainsi produits restent voisins les uns des autres et repoussent devant eux l'épithélium, en formant une sail-

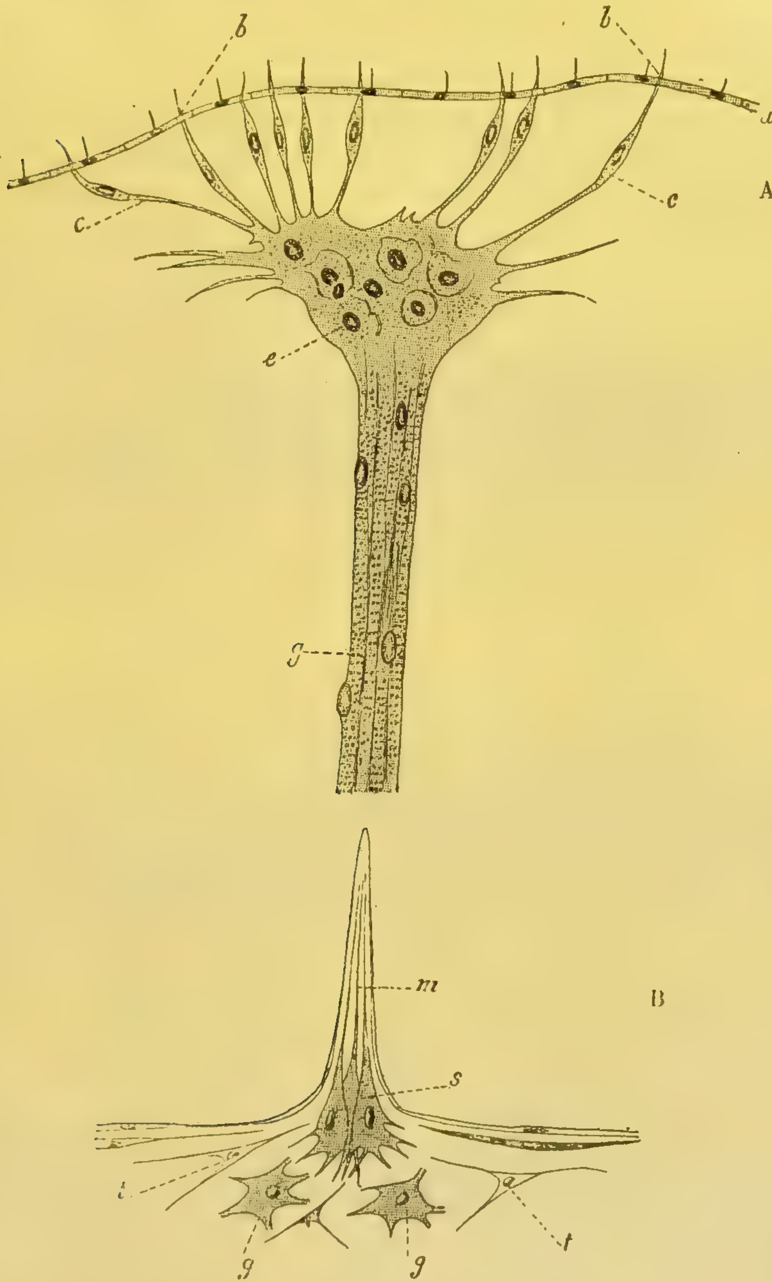


Fig. 83. — A. Coupe d'*Hippospongia canaliculata*, normale au cordon nerveux : — *a*, exoderme ; *b*, palpocils ; *c*, cellules sensorielles ; *e*, cellules ganglionnaires ; *g*, membrane musculaire.
B. Synocil de *Sycandra compressa* : — *t*, cellule conjonctive ; *g*, cellule ganglionnaire ordinaire ; *s*, cellules ganglionnaires spéciales du synocil ; *m*, leur prolongement externe (Lendenfeld).

lie conique. L'élément neuro-épithélial fait ici complètement défaut et l'organe est un véritable corpuscule nerveux.

5° *Cellules glandulaires.* — Ces éléments ont été découverts par Merejkowsky chez *Halisarca*, et étudiés depuis par Poléjaeff et Lendenfeld. Ils sont localisés dans l'exoderme de l'Éponge ou à la surface des cavités vestibulaires, et même parfois sur les parois des larges canaux afférents. Ce sont des éléments volumineux, très granuleux, à gros noyaux. Ils émettent de larges prolongements, qui vont s'insérer sur les cellules épithéliales. Si l'Éponge est inquiétée, ces cellules sécrètent une substance qui s'intercale entre l'épithélium et le mésoderme. L'épithélium tombe, et le liquide en question durcit dans l'eau. Il semble alors que l'Éponge soit couverte d'une cuticule, comme l'avait cru Kölliker. Il est probable que les glandes ne sont pas actives quand l'Éponge n'est pas inquiétée (Lendenfeld).

6° *Éléments reproducteurs.* — L'hermaphrodisme a été constaté chez un certain nombre d'Éponges cornées (*Aplysilla violacea*, *Dendrilla*) et dans le *Sycandra raphanus*. Mais dans la plupart des formes, les sexes sont séparés, ou du moins les produits mâles et femelles ne se rencontrent pas en même temps sur le même individu. Les ovules et les spermatozoïdes se développent aux dépens de cellules amiboïdes, comme l'ont démontré Poléjaeff pour les spermatozoïdes et Lieberkühn pour les ovules.

Les spermatozoïdes sont constitués, comme chez les animaux supérieurs, par une tête et une queue; la tête est ovale ou en forme de lancette. Chez les Éponges calcaires, la cellule mère se divise en deux cellules filles, l'une des deux reste indivise et recouvre l'autre ; celle-ci se subdivise un grand nombre de fois et donne les spermatozoïdes. Chez les Éponges cornées et siliceuses, il n'y a pas de cellule d'enveloppe.

Pour former les œufs, les cellules migratrices deviennent sphériques ; elles restent isolées, ou se disposent par groupes et restent enfouies dans le mésoderme, où, après la fécondation, elles se développent en place (sauf chez *Clione*).

Les éléments reproducteurs sont, dans les Éponges non calcaires, enveloppés dans une membrane formée de cellules mésodermiques modifiées, et présentant parfois plusieurs couches (fig. 81, *o*).

§ 4. — *Squelette.*

Importance de cet appareil. — L'appareil de soutien est l'un des systèmes les plus importants de l'organisme des Spongiaires. Il a tout naturellement été le premier connu, et c'est souvent le seul qui soit suffisamment conservé et représenté dans les collections. La facilité de son étude permet de l'utiliser avec avantage pour la

détermination. Enfin, non seulement il reproduit assez fidèlement le port général de l'Éponge, mais ses variations accompagnent le plus souvent celles des autres systèmes, particulièrement de l'appareil aquifère. Aussi peut-on s'en servir pour caractériser facilement les groupes naturels, et les classifications de Schultze, Sollas, Vosmaër et Lendenfeld, tout en tenant compte de l'ensemble de l'organisme, font-elles une part prépondérante au squelette.

Le squelette est formé, soit de spicules calcaires ou siliceux, soit de fibres cornées. Les Éponges Cornées et les Éponges Siliceuses ont d'ailleurs beaucoup d'affinités, et doivent être rangées dans un même groupe naturel, qui renferme également les Éponges dépourvues de squelette, étroitement unies aux Éponges Cornées. On s'accorde en définitive à diviser les Éponges en deux grands groupes : les ÉPONGES CALCAIRES et les ÉPONGES SILICEUSES ou plutôt NON CALCAIRES.

Dans tous les groupes, les spicules ont d'ailleurs la même structure. Les *spicules inorganiques* sont formés d'une matrice de matière organique, la *spiculine*, et de cristaux épars de calcite ou de silice amorphe. Au centre se trouve souvent une portion médullaire, exclusivement organique, le *canal*.

Spicules calcaires. — Les spicules calcaires affectent des formes plus simples que les spicules siliceux. Ils peuvent être de trois sortes : les uns sont rectilignes, et aigus à une extrémité ou à toutes les deux ; les autres possèdent trois ou quatre rayons. Dans tous les cas leur structure est la même. Ils sont formés de couches concentriques disposées autour d'un axe. Leur substance est un mélange intime de carbonate de chaux et de matière organique; mais la proportion des deux substances est variable. De là vient la distinction entre les couches successives; l'axe est moins riche en calcaire que les portions périphériques. On peut aussi, au moyen de chlorure double d'or et de potassium, diviser les spicules en pyramides accolées, ayant leur sommet le long de l'axe. Les spicules calcaires prennent d'abord naissance à l'intérieur de certaines cellules appelées *Calcoblastes* (Metschnikoff). Plus tard, ils sont entourés d'une gaîne formée de cellules plates dont le rôle est d'augmenter la grosseur du spicule, par apposition de nouvelles couches de calcaire et de substance organique (Lendenfeld). Cette couche fonctionne tant que le spicule n'a pas atteint sa taille définitive.

Les spicules calcaires sont toujours isolés dans le mésoderme : ils ne sont jamais réunis par des fibres de substance cornée, comme cela a quelquefois lieu pour les spicules siliceux.

Hæckel a tiré parti de la forme des spicules pour la classification des

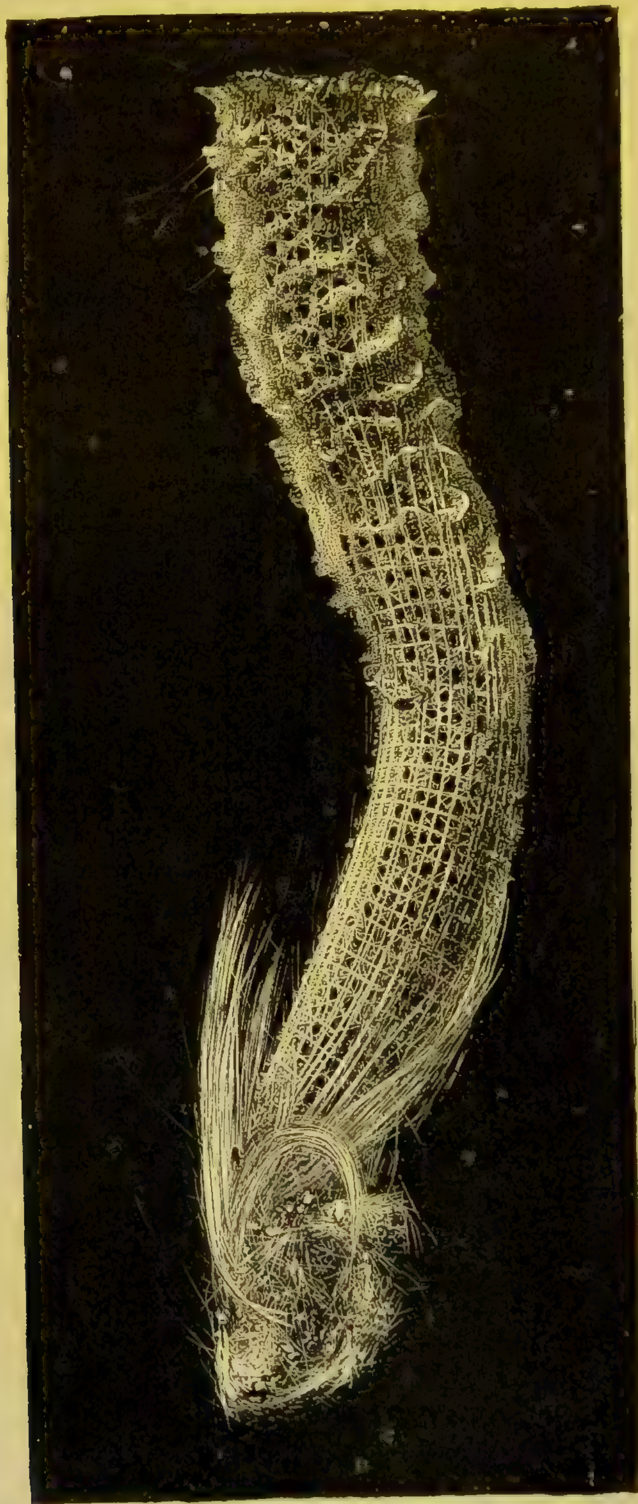


Fig. 84. — *Euplectella aspergillum.*

Éponges Calcaires. Les trois grandes familles (*Asconidés*, *Syconidés*, *Leuco-*

nidés) sont divisées en genres, d'après les modes d'association des 3 sortes de spicules. Suivant qu'il y a sur une même éponge 1, 2 ou 3 sortes de spicules, l'Éponge est rangée dans un genre ou dans un autre. De là 7 combinaisons possibles dans une même famille, par suite 21 genres d'Éponges Calcaires. Hæckel leur a donné des noms en relation avec leur définition, en prenant pour radical le radical de la famille, et pour terminaison un suffixe spécial (1). Mais une telle classification, qui ne tient compte que d'un des caractères, ne peut être une classification naturelle ; aussi a-t-elle dû être modifiée sur beaucoup de points.

Spicules siliceux. — Le squelette siliceux présente des variations et des complications bien plus grandes que le squelette calcaire ; la classification des spicules ne peut pas être présentée d'une façon aussi simple.

Si nous les étudions d'abord dans leurs relations réciproques, nous les voyons capables d'affecter quatre rapports principaux : 1° ils peuvent rester isolés (quelques *Hexactinellidés*, la plupart des *Spiculispongiés*) ; 2° ils peuvent adhérer les uns aux autres par des pointes intriquées (*Lithistidés*) ; 3° se souder par un dépôt de silice (la plupart des *Hexactinellidés*) ; 4° ou



Fig. 85. — Spicules d'Éponges. — I, spicules d'Éponges calcaires ; II, spicules d'Éponges cornées (*Desmacidon*).

(1) Voici par exemple les noms des 7 genres d'Ascones.

Spicules à 1 axe.	*Ascyssa.*
— à 3 axes.	*Ascetta.*
— à 4 axes.	*Ascilla.*
— à 3 et à 4 axes.	*Ascaltis.*
— à 1 et à 3 axes.	*Ascortis.*
— à 1 et à 4 axes.	*Asculmis.*
3 sortes de spicules.	*Ascandra.*

Les mêmes genres se retrouvent dans les deux autres familles. Les terminaisons sont les mêmes, le radical seul change.

enfin être réunis par des filaments d'une substance organique qui se dispose en réseau compliqué (*Hexacératinés*, *Cornacuspongiés*).

Au point de vue de leur forme, les spicules siliceux peuvent être rangés en quatre groupes d'après le nombre de leurs axes.

1° *Anaxiles* (*Polyaxiles*). — Dans le premier groupe, on ne peut pas distinguer d'axes : les spicules sont de petites masses sphériques ou des associations d'épines égales rayonnant autour d'un centre. Ce groupe comprend des formes étoilées ou sphériques de petite taille (*oxyaster*, *sphæraster*, *euaster*). Ces éléments forment seuls le squelette des *Oligosilicinés* et sont mélangés aux autres types de spicules dans beaucoup d'autres groupes.

2° *Monaxiles*. — Le second groupe comprend les spicules à un axe, rectilignes ou recourbés, aigus à une extrémité ou aux deux. On trouve des formes d'épingles (*tylostyles*), d'aiguilles pointues, de bâtonnets arrondis, etc., et aussi des ancres (*chelæ*), des arcs, etc. Ces spicules recourbés sont de petites dimensions ; ils n'appartiennent pas, à proprement parler, au squelette de soutien ; mais ils sont inclus dans l'épaisseur des parties molles. On les appelle quelquefois *microsclérites* (*Fleischnadeln*). Ils sont très répandus, et constituent tout le squelette des *Halichondridinés* et de quelques *Oligosilicinés*.

3° *Triaxiles*. — Chez les *Hexactinellidés* exclusivement, se rencontrent des spicules à trois axes rectangulaires, disposés comme les axes d'un octaèdre, et présentant six branches; quatre de ces branches sont généralement égales et déterminent un plan; les deux branches perpendiculaires à ce plan, et dirigées suivant l'*axe principal*, se comportent en général autrement que les autres : elles peuvent s'allonger démesurément ou se raccourcir beaucoup (fig. 79). Les quatre rayons égaux peuvent se diviser, se recourber, de manière à former des figures compliquées et élégantes.

Parfois, un des rayons de l'axe principal avorte, tandis que l'autre s'allonge beaucoup au contraire ; on a dès lors une figure à cinq branches (*pentact*) (spicules voisins de la membrane gastrale, dans la fig. 79).

On peut avoir de même quatre branches dans un même plan (*tétract*) se réduisant encore à trois ou deux rayons, par des modifications du même genre. A ce groupe, il faut rattacher les *amphidisques*, formés de deux branches en ligne droite, portant chacune à son extrémité une ombrelle creuse.

4° *Tetraxiles*. — Il ne faut pas confondre avec les spicules à

quatre pointes dérivés du système précédent, les spicules à quatre axes et à quatre rayons des *Tétraxonidés*. Ces derniers, appelés *tétraxiles*, sont formés de quatre branches, mais leurs extrémités occupent les sommets d'un tétraèdre. Par réduction, on obtient chez les *Plakinidés* des spicules à trois ou à deux pointes. De ces formes à quatre axes, par des additions ultérieures de silice, produisant des renflements, des soudures, des courbures variées, dérivent les spicules de formes compliquées et irrégulières qui caractérisent le groupe des *Lithistidés*.

Fibres cornées. — Le squelette de soutien des Éponges cornées est composé par une substance appelée *spongine*, qui présente la plus grande analogie avec la chitine, la conchyoline et la cornéine. Sa formule dans *Euspongia* est, d'après Krukenberg, $C^{30}H^{66}Az^{9}O^{13}$. Elle est soluble dans les acides bouillants, mais non dans les alcools. Les fibres de spongine sont souvent biréfringentes; elles sont stratifiées en couches concentriques. A leur intérieur sont englobés des spicules siliceux, ou bien des corpuscules étrangers. D'autres fois, elles offrent à leur centre un axe, d'aspect tout différent, appelé *moelle*.

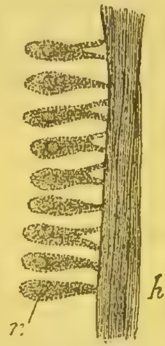


Fig. 86. — Spongoblastes d'*Euspongia officinalis*. — *h*, fibre cornée; *n*, spongoblaste (Lendenfeld).

Les premières observations sur la production des fibres cornées sont dues à F. E. Schultze. La spongine est sécrétée par des cellules glandulaires piriformes, tout à fait semblables aux cellules sécrétrices du tégument. On les appelle des *spongoblastes* (fig. 86). Ces éléments, pourvus d'un protoplasma épais et granuleux, d'un noyau arrondi, et de prolongements basilaires, forment un revêtement plus ou moins serré et continu sur le pourtour de la fibre, mais seulement aux points où celle-ci s'accroît. Ils sont particulièrement abondants au sommet de la fibre et s'y disposent en amas serré. On les a retrouvés dans toutes les Éponges cornées où on les a recherchés. L'action de ces éléments doit être intermittente, puisqu'on observe des couches successives dans l'épaisseur de la fibre. La présence des corpuscules étrangers à l'intérieur des fibres s'explique par la propriété qu'ont les cellules glandulaires, aussi bien superficielles que profondes, de déposer une faible couche de spongine autour de tous les corps qui viennent à leur contact ; c'est ce qui a lieu en particulier pour les grains de sable qui tombent à la surface de l'Éponge.

Il est probable que, lorsqu'un corps étranger a pénétré dans l'intérieur de l'Éponge, les cellules amiboïdes se rassemblent autour de lui et se changent en spongoblastes (Lendenfeld). En

tout cas, il est remarquable que certaines espèces aient la faculté de trier, pour ainsi dire, les corps d'une certaine nature et d'une certaine dimension, pour les retenir dans leurs filaments, et de rejeter les autres.

La moelle des Hexacératinés est formée d'articles placés bout à bout. Elle contient parfois des cellules à son intérieur ; c'est le cas de la *Dendrilla rosea* (Lendenfeld) et surtout de la *Janthella flabelliformis* (Flemming, etc.), où ces éléments se trouvent disposés en couches successives avec une grande régularité.

Les variations dans l'importance respective des spicules et de la spongine sont de la plus haute importance, puisqu'elles sont en liaison intime avec la structure anatomique de l'Éponge, et renseignent d'une façon précise sur son port et sur ses affinités.

1° Chez les *Halichondrines*, le squelette consiste primitivement en spicules siliceux, associés comme les rayons et les côtés d'un hexagone ; la spongine n'existe qu'aux angles. Sur cette trame, s'étendent des filets longitudinaux ramifiés, formés de faisceaux de spicules soudés par une faible quantité de spongine. Ces filets prennent une importance croissante chez les *Halichondria*, *Truncatella*, etc. ; enfin chez les *Chalinidés*, la trame hexagonale disparaît, en même temps que la couche de spongine s'épaissit et que les fibres du réseau secondaire s'anastomosent et se compliquent.

2° Les *Axinellidés* sont caractérisés par l'adjonction, aux spicules longitudinaux qui occupent l'axe des filaments, de spicules extérieurs à ceux-ci, disposés normalement, et pourvus d'épines.

3° L'importante famille des *Spongidés* présente deux sortes de filaments : les filets principaux (fig. 81 M), radiaux, très épais, et les filets d'union (V), plus minces, disposés dans le sens tangentiel. Il n'y existe pas de spicules, mais on trouve dans tous une moelle distincte ; la moelle des petits filets n'est pas en communication avec celle des grands ; ceux-ci renferment souvent des corps étrangers (Foraminifères, grains de sable, spicules d'Éponges).

4° Les *Hircinidés* contiennent, outre le réseau habituel, de très longs filaments non ramifiés, très nombreux, et formant un tissu enchevêtré ; ce sont simplement des dépôts de spongine effectués autour d'oscillaires parasites (Lendenfeld). Polejaeff et Carter les avaient pris tout d'abord pour les oscillaires elles-mêmes.

5° Les *Aplysinidés* sont pourvus de filaments qui forment un réseau régulier. La moelle est en continuité dans toute l'étendue du réseau.

6° Enfin dans le petit groupe des *Aplysillidés*, le squelette n'est plus en forme de réseau, mais il est arborescent (*Dendrilla arborescens* etc.).

§ 5. — *Affinités zoologiques des Spongiaires.*

RAPPORTS AVEC LES PROTOZOAIRES. — Les nouvelles recherches histologiques ont mis en lumière l'existence chez les Spongiaires de tissus beaucoup plus différenciés qu'on ne l'avait cru jusqu'alors. Ce fait accentue encore l'hiatus déjà si considérable qui existe entre les SPONGIAIRES et les colonies, même les plus compliquées, de PROTOZOAIRES, les *Labyrinthulés*, le *Protospongia*, etc.

RAPPORTS AVEC LES COELENTÉRÉS. — D'autre part, on peut aujourd'hui présenter avec quelque précision les ressemblances et les différences qui existent entre les ÉPONGES et les COELENTÉRÉS proprement dits ou Cnidaires.

Les nombreux auteurs qui se sont occupés de cette question ont été amenés, suivant qu'ils accordaient plus d'importance soit aux analogies, soit aux dissemblances, à réunir les deux groupes dans une classe commune, celle des COELENTÉRÉS au sens large (Poléjaeff, Schultze), ou bien à les séparer complètement (Vosmäer, Heyder, Lendenfeld, Sollas).

Les caractères qui relient les Spongiaires et les Cœlentérés sont principalement des caractères négatifs, et, en tête de ceux-là, l'absence de cavité générale distincte de la cavité digestive. C'est à ce point de vue qu'on peut séparer les Métazoaires en deux groupes : les *Cœlentérés* ou *Acœlomates* et les *Cœlomates*. Mais sous tous les autres rapports, on ne peut guère constater entre les Éponges et les Cnidaires que des différences profondes, sans aucun type de transition.

Nous empruntons à Lendenfeld le résumé de ces caractères différentiels.

1° Chez les Éponges, le système de canaux traverse le corps de part en part ; l'eau sort du corps par des pores différents de ceux par où elle est entrée : chez les Cnidaires, l'appareil gastro-vasculaire, si compliqué qu'il soit, est toujours, en définitive, disposé en cul-de-sac ; il n'y a exception que pour les Cténophores et pour quelques Actinies, dont les tentacules sont perforés.

2° La gastrula des Spongiaires se forme toujours par invagination ; celle des Cœlentérés, le plus souvent, par délamination.

3° Les Spongiaires sont dépourvus d'appendices, de nématocystes ; on en trouve constamment chez les Cnidaires.

4° Les éléments adaptés à des fonctions spéciales (mouvement, sensibilité, sécrétion, etc.) sont tous, chez les Spongiaires, de nature mésodermique ; l'épithélium n'est jamais formé que d'une couche de cellules ; au contraire chez les Cnidaires, les organites différenciés se forment aux dépens de l'ectoderme et de l'endoderme, qui s'épaississent, acquièrent plusieurs couches, dont quelques-unes peuvent s'enfoncer et former un sous-épithélium. Les éléments du mésoderme au contraire ne se différencient pas. De là viennent les dénominations justement appliquées par Lendenfeld aux deux groupes. Les Cœlentérés (au sens large) se divisent pour lui en *Mesodermalia* (Spongiaires) et *Epithelaria* (Cnidaires).

5° Ajoutons enfin que, s'il se produit des formes coloniales, les individus associés ne se différencient pas chez les Éponges. Ils peuvent se fusionner plus ou moins, mais restent tous équivalents. Au contraire, chez les Cnidaires, intervient rapidement la division du travail physiologique, qui tend à solidariser les individus, à les modifier et à les transformer en organes coloniaux.

Pour tous ces motifs, il est impossible de considérer les Spongiaires, même les moins élevés en organisation, comme des formes inférieures de Cœlentérés : la forme *Protohydra* et la forme *Ascetta*, qui sont les plus voisines, possèdent déjà les particularités qui définiront les deux groupes : des nématocystes pour la première ; des pores inhalants, trois feuillets différenciés, et des spicules d'origine mésodermique, chez la seconde. Nous considérerons donc les Éponges comme un type absolument spécial, autonome, de Phytozoaires : ils formeront pour nous un embranchement particulier, très homogène, qui n'a donné naissance à aucun type plus élevé en organisation et qui constitue à lui seul une série.

CHAPITRE V

CŒLENTÉRÉS

CLASSIFICATION

CLASSE I. — HYDROMÉDUSES.

Sous-classe I. — Hydroïdes [Craspédotes] (1).

I. O. **Hydraires** [**Anthoméduses**]. — *Hydra, Protohydra, Microhydra ; Hydractinia, Podocoryne ; Coryne, Syncoryne* [*Conodium, Sarsia*] ; *Garveia, Stauridium* [*Cladonema*] ; *Eudendrium* [*Lizzia*] ; *Tubularia, Corymorpha* [*Steenstrupia*] ; — [*Tiarella, Oceania*], etc.

II. O. **Campanulaires** [**Leptoméduses**]. — *Campanularia* [*Eucope*], *Obelaria* [*Obelia*], *Laomedea, Calycella*, etc.

III. O. **Sertulaires**. — *Plumularia, Aglaophenia, Antennularia ;* — *Sertularia, Diphasia*, etc.

IV. O. **Hydrocoralliaires**. — *Millepora, Spinipora, Sporadopora, Errina, Stylaster, Allopora, Crypthotelia*, etc.

[V. O. **Trachyméduses**].

[*1. S.-O. Narcoméduses*. — *Ægina, Cunina*, etc.]

[*2. S.-O. Trachoméduses*. — *Geryonia, Carmarina*, etc.]

Sous-classe II. — Siphonophores.

I. O. **Calycophores**. — *Monophyes; Diphyes, Praya; Hippopodius*, etc.

II. O. **Physophores**. — *Apolemia; Forskalia, Agalma; Physophora; — Rhizophysa, Athorybia*, etc.

III. O. **Physalies**. — *Physalia*.

IV. O. **Discoïdes**. — *Velella, Porpita* [*Chrysomitra*].

[Sous-classe III. — Acalèphes (= Acraspèdes).

I. O. **Cuboméduses**. — Charybdéides, etc.

II. O. **Stauroméduses**. — *Lucernaria*.

III. O. **Discoméduses**.

1. S.-O. Cannostomes. — Ephyridés (*Nausithoë*, etc.).

2. S.-O. Semostomes. — *Aurelia; — Cyanea; Pelagia, Chrysaora*, etc.

3. S.-O. Rhizostomes. — *Rhizostoma, Crambessa, Versura*, etc.]

CLASSE II. — CORALLIAIRES.

I. O. **Alcyonaires**. — *Alcyonium, Cornularia, Clavularia, Haimea, Hartea, Monoxenia, Pennatula, Virgularia,*

(1) Les noms des méduses sont placés entre crochets après les noms des formes hydroïdes correspondantes.

Veretillum, *Renilla*, *Umbellula*; *Gorgonia*, *Primnoa*, *Isis*, *Mopsea*, *Melithæa*, *Corallium*; *Tubipora*, etc.

II. O. Zoanthaires.

1. S.-O. Actiniaires. — *Edwardsia*, *Scythophorus*; — *Cerianthus*; — *Zoanthus*, *Palythoa*; — *Minyas*; — *Actinia*, *Sagartia*, *Paractis*, *Polysiphonia*, etc.

2. S.-O. Antipathaires. — *Antipathes*, *Gerardia*, etc.

3. S.-O. Madréporaires.

I. Perforés. — *Madrepora*, *Dendrophyllia*, *Astroïdes*, etc.

II. Imperforés. — *Fungia*, *Astræa*, *Latomæandra*, *Heliastræa*, *Oculina*, *Caryophyllia*, *Mæandrina*, *Flabellum*, etc.

CLASSE III. — CTÉNOPHORES.

I. O. Tentaculés. — *Cydippe*, *Hormiphora*, *Pleurobrachia*; *Cestus*, etc.

II. O. Nus. — *Beroë*.

§ 1. — *Généralités.*

Les *Cœlentérés*, que l'on appelle aussi *Polypes*, constituent les représentants les plus typiques des Phytozoaires. Fixés comme les végétaux, ou dérivant d'animaux fixés, ils constituent des *colonies arborescentes ou rayonnées*, dont l'aspect donne si complètement l'illusion d'une plante, qu'on les a considérés longtemps comme tels, et que Cuvier les avait nommés Zoophytes.

Dans ce groupe, la différenciation des éléments en trois feuillets, que nous avons vue apparaître chez les Éponges, se retrouve encore. Mais un caractère essentiel se manifeste chez les Cœlentérés et les différencie des Éponges et en même temps de tous les Métazoaires. C'est, nous l'avons déjà d'ailleurs indiqué à propos des Éponges, l'état rudimentaire du mésoderme qui se réduit quelquefois à une mince lamelle, où manquent les cellules. Aussi est-il difficile d'y voir l'équivalent d'un feuillet blastodermique, et a-t-on proposé de le nommer *mésoglée*. Mais en général cette couche moyenne renferme des cellules, et il est certain, d'après les recherches de Metschnikoff, qu'une partie au moins est bien équivalente au mésoderme typique, le reste étant dû à une différenciation ectodermique. Toujours est-il que les feuillets ectodermique et entodermique ont une prépondérance marquée, et forment à peu près la totalité des éléments anatomiques différenciés.

Le point de départ, la forme la plus simple du groupe n'est en réalité qu'une *gastrula*. C'est la *Protohydra Leuckarti*, découverte par Greef en 1870 (1). Elle consiste en un simple sac, fixé par une

(1) Z. W. Z., t. XX, 1870.

de ses extrémités, et présentant à l'autre un orifice servant à la fois de bouche et d'anus. Ses parois sont continues et formées des trois feuillets fondamentaux, le mésoderme étant réduit à une mince membrane de soutien. Telle est l'humble origine du groupe dont nous abordons l'étude, et qui va nous conduire à des formes élevées, dont les plus différenciées sont les *Cténophores*.

En comparant cette forme simple à l'Éponge primitive, l'*Ascetta primordialis*, nous voyons que les caractères essentiels des deux groupes sont déjà indiqués. L'*Ascetta* est en effet percée de pores, et un courant d'eau continuel la traverse ; la *Protohydra* est un sac fermé. L'*Ascetta* a déjà des spicules ; la *Protohydra*, des nématocystes.

Divisions principales de l'embranchement. — Trois classes constituent cette série :

1° Les Hydroméduses, pouvant être considérés comme de simples colonies de polypes, c'est-à-dire d'individus plus ou moins semblables à la *Protohydra*, ou mieux encore à l'Hydre d'eau douce, qui en diffère par la présence de tentacules pleins, disposés autour de la bouche. Ces individus (*blastozoïdes*), qui naissent tous par bourgeonnement sur un individu primitif, issu directement de l'œuf (*oozoïde*), forment généralement des associations arborescentes et irrégulières, où chaque polype a une indépendance plus ou moins complète. Mais ils peuvent aussi s'unir plus intimement, de façon à constituer un ensemble homogène, un tout, possédant une forme déterminée, une coordination complète dans les mouvements, en un mot une véritable individualité. C'est un être nouveau, un *individu de second ordre*, ce que nous avons appelé un *méride*.

Les plus remarquables et les plus fréquents représentants de ce type composé sont les *Méduses*, organismes nageurs, très répandus parmi les Hydroméduses et sur lesquels nous aurons à insister tout spécialement.

2° Les Coralliaires constituent aussi des colonies irrégulières ; mais chacun des individus composant la colonie, auxquels on donne encore le nom de polypes, n'est plus un individu simple comme chez les Hydraires, mais bien une réunion d'individus simples, condensés en une *unité de second ordre*, comme cela se passait pour les Méduses. Ce sont donc des colonies de mérides.

3° Enfin les Cténophores diffèrent notablement des groupes précédents. Ce sont des animaux pélagiques, nageurs, se rattachant peut-être aux Méduses, mais en différant par de nombreux caractères sur lesquels nous reviendrons plus tard.

Histologie générale (1). — I. Ectoderme. — L'*ectoderme* peut être disposé suivant une ou plusieurs couches de cellules. Les éléments qui le constituent sont très variables ; il s'effectue en effet entre eux une remarquable division du travail, qui entraîne avec elle des différences de forme en rapport avec les diverses fonctions dont ces cellules sont chargées.

1° La plupart sont des *cellules épithéliales* ordinaires, ciliées, simples éléments de revêtement qui forment la majeure partie de la couche exodermique continue dont l'animal est revêtu. Les autres cellules sont au contraire tout à fait différenciées.

2° Les plus répandues, comme aussi les plus caractéristiques, sont les *cnidoblastes* ou *cellules urticantes* (2). Ces cellules à pro-

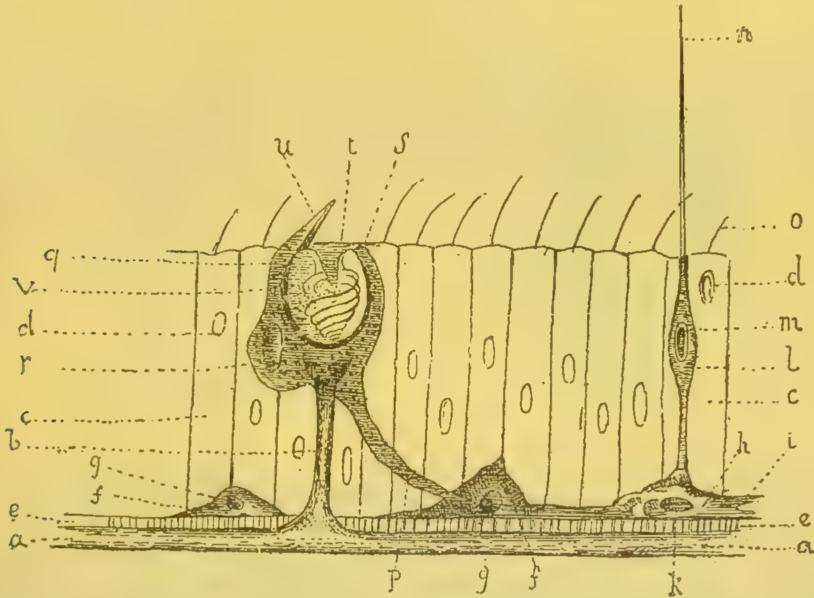


Fig. 87. — Coupe schématique des téguments d'un Cœlentéré, montrant un cnidoblaste et ses rapports avec les autres éléments. — *a*, lamelle mésodermique de soutien ; *b*, pédoncule du cnidoblaste (Hamann) ; *c*, cellules épithéliales cylindriques ordinaires ; *d*, leur noyau ; *e*, muscles longitudinaux ; *f*, cellules musculaires sous-épithéliales ; *g*, leur noyau ; *h*, cellule ganglionnaire sous-épithéliale ; *k*, son noyau : *i*, fibre nerveuse ; *l*, cellule neuro-épithéliale ; *m*, son noyau ; *n*, cil tactile ou palpocil (Wright) ; *o*, cils des cellules épithéliales ordinaires ; *p*, nerf mettant en rapport la cellule nerveuse et le cnidoblaste ; *q*, protoplasma contractile du cnidoblaste ; *r*, son noyau ; *s*, nématocyste ; *t*, son ouverture ; *u*, cnidocil ; *v*, fil urticant pelotonné dans le nématocyste (Lendenfeld).

toplasma granuleux et à noyau basilaire sont creusées à la périphérie d'une cupule profonde (fig. 87). C'est dans cette cupule que se trouve le *fil urticant*. A l'état de repos, il est logé à l'intérieur d'une capsule, le *nématocyste*, qui occupe toute la cavité de la cupule, et il y est enroulé en spirale, ou replié sur lui-même. Mais à la moindre irritation, le fil se dévagine sous

(1) Kleinenberg, *Hydra*, Leipzig, 1878. — Lendenfeld, Z. A., t. VI, 1883 ; Z. W. Z., t. XXXVIII, 1883. — Jickeli, M. J., t. VIII, 1883.

(2) Bedot, *Recherches sur les cellules urticantes*, R. Z. S., t. IV, 1886. — Moseley, Ph. Trans. 1877.

forme d'une longue tige, et est rejeté en dehors avec la capsule.

Sur l'un des côtés de la cupule se trouve une soie raide, évidemment sensorielle, le *cnidocil*, et la cellule elle-même se trouve en rapport avec les cellules nerveuses, par l'intermédiaire de prolongements grêles partant de sa base.

Ces faits expliquent suffisamment comment s'opère la décharge volontaire des nématocystes, soit sous l'influence d'un avertissement du dehors donné par le cnidocil, soit par une impulsion volontaire issue du ganglion. Dans tous les cas, la décharge paraît

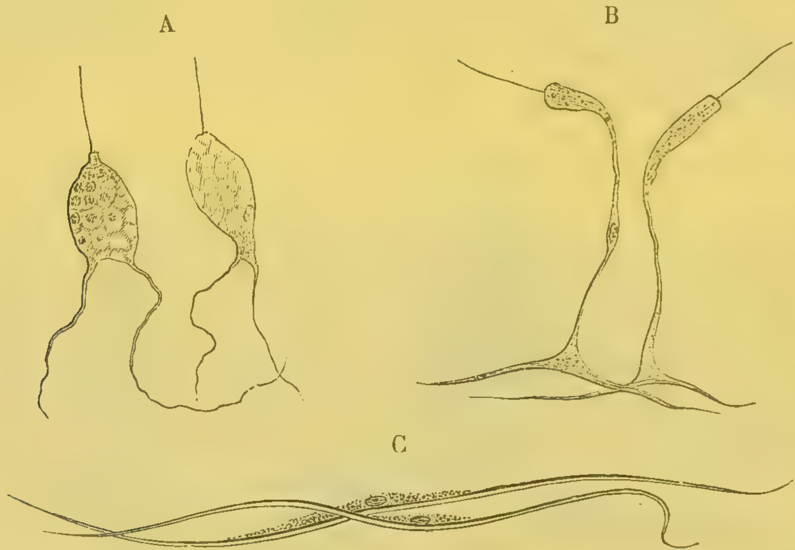


Fig. 88. — Histologie des Cœlentérés. — A. Cellules glandulaires de l'épithélium des septa des Actiniaires. — B. Cellules myo-épithéliales de l'endoderme. — C. Fibres musculaires ectodermiques (O. et R. Hertwig).

se faire par suite de la pression exercée sur la capsule par la contraction du corps de la cellule.

3° Certains éléments constituent de petites *glandes unicellulaires;* elles sont ouvertes à leur extrémité distale et laissent échapper un mucus visqueux (fig. 88 A).

4° D'autres cellules sont spécialement chargées de la *sensibilité* (fig. 89) (1). Elles sont caractérisées par la présence d'un cil raide, non vibratile, saillant à l'extérieur, et par un prolongement extrêmement grêle de la base de la cellule, qui se met en rapport avec les *cellules nerveuses* sous-jacentes.

5° Ces dernières sont des éléments à noyaux énormes, présentant plusieurs prolongements qui relient la cellule nerveuse soit à une cellule sensorielle, soit à des nématocystes, soit même à des cellules de la couche musculaire.

Nous voyons ainsi se constituer le premier stade de différenciation du système nerveux déjà représenté chez les Éponges, mais avec moins de netteté; il consiste, comme on le voit, simplement en un ensemble d'éléments dérivant tous de l'ectoderme, mais où on peut suivre déjà une double différenciation : tandis que les uns sont restés à la périphérie, de façon à

(1) Rouget, *Les organes du mouvement et de la sensibilité chez les Hydraires*, Rapp. des prof. du Muséum, 1880-81. — Lendenfeld et Jickeli, *op. cit.*

être en communication constante avec l'extérieur, et à subir les impressions diverses que peuvent donner les variations dans le milieu ambiant, les autres ont émigré vers la profondeur. Ils ne sont plus impressionnés que par l'intermédiaire des précédents, et leur rôle est, d'une part, de se mettre en communication avec les cellules voisines, de façon à coordonner les impressions de l'animal ; de l'autre, d'entrer en relation avec les éléments musculaires, pour permettre à l'animal de réagir contre le milieu ambiant.

Les cellules nerveuses, sensorielles et ganglionnaires sont unies entre elles par des fibrilles nerveuses, que nous voyons apparaître pour la première fois avec netteté, et qui donnent au système nerveux des Cœlentérés une supériorité marquée sur celui des Spongiaires.

6° Enfin les *éléments contractiles* peuvent être de deux ordres : les uns sont des *cellules épithélio-musculaires*, périphériques (fig. 88 B). Ce sont des cellules dont la forme ne diffère guère de celle des autres éléments, et qui contribuent au même titre à former le revêtement ectodermique. Le noyau est placé au même niveau que celui des autres cellules. A la base de l'élément, se trouve une fibre contractile différenciée, perpendiculaire à la direction de la cellule, c'est-à-dire dirigée tangentiellement, et appli-



Fig. 89. — A. cellules neuro-épithéliales isolées, des septa d'une Actinie. — B. Lambeau d'épithélium de la même : *a*, cellule neuro-épithéliale ; *b*, cellules vibratiles de soutien (O. et R. Hertwig).

quée contre la membrane basilaire et le mésoderme. Ces fibres forment une *couche musculaire*, qui est le siège de la contractilité du corps.

Mais il existe aussi de véritables *cellules musculaires* (fig. 88 C) : ce sont des éléments formés d'une petite masse protoplasmique, entourant un noyau, et d'une longue fibre contractile ; ces cellules sont placées tangentiellement, et correspondent à la couche musculaire des fibres des cellules épithélio-musculaires. On le voit, la division du travail est poussée ici bien plus loin. Les deux sortes d'éléments coexistent d'ailleurs dans le même animal, et tandis que le corps même de l'hydre offre des cellules épithélio-musculaires, les tentacules présentent une couche de cellules musculaires différenciées.

Il est d'ailleurs possible de montrer que les deux espèces d'éléments contractiles dérivent l'un de l'autre, par disparition progressive du corps épithélial, dont le dernier reste est le noyau (fig. 13, p. 62).

En résumé, on peut distinguer *sept sortes d'éléments ectodermiques*, *les uns superficiels :* cellules épithéliales, cnidoblastes, cellules glandulaires, neuro-épithéliales, épithélio-musculaires ; *les autres profonds :* cellules nerveuses et musculaires.

II. Endoderme. — L'*endoderme* ne présente le plus souvent qu'une assise de cellules, mais il peut arriver qu'il en existe plusieurs, soit dans toute

l'étendue, soit en des points restreints du revêtement cellulaire. L'endoderme ne nous offre pas d'ailleurs à considérer d'éléments nouveaux. Ce sont les mêmes que ceux de l'ectoderme, toutefois les cellules épithéliales et glandulaires en forment de beaucoup la majeure partie. Les cellules sensorielles ne s'y montrent pas, et les autres éléments y sont rares ou même manquent totalement.

Les cellules entodermiques sont chargées le plus souvent de la digestion. Celle-ci, d'après les recherches de Metschnikoff (1), serait intracellulaire. En effet les cellules digestives émettent des pseudopodes lobés, comme les Amibes. Ceux-ci capturent les particules nutritives qui ont pénétré dans le sac digestif, les englobent à l'intérieur de la cellule, qui les digère ainsi directement. Dans quelques cas plus rares, les cellules ectodermiques jouissent de la même propriété ; c'est ce qui a lieu dans les nématophores des Plumulaires, qui donnent issue à de longs pseudopodes, chargés de la nutrition.

III. Mésoderme. — Quant au mésoderme, il est bien différent de ce que l'on observe chez les Métazoaires supérieurs ; nous avons déjà mentionné son peu de développement, et on sait que Bourne (2) a proposé de lui donner le nom de *mesoglæa*.

Ce n'est pas en effet à proprement parler un tissu de cellules, mais une couche de substance homogène, tantôt de consistance cartilagineuse, tantôt presque complètement formée d'eau (plus de 95 p. 100 chez les Rhizostomes) (3).

Cette substance est quelquefois tout à fait hyaline, mais le plus souvent elle est sillonnée de fibrilles ténues, soit orientées, soit intriquées en tous sens. Ce sont des différenciations de la mésoglée, ou peut-être même des dépendances des cellules ectodermiques et entodermiques.

Cette couche peut atteindre dans les Méduses, par exemple, une énorme épaisseur ; en général au contraire elle est très réduite et porte le nom de *lame de soutien*.

Elle dérive de l'un des deux autres feuillets, quelquefois même de tous les deux.

Toujours dépourvue de cellules à l'origine, elle en présente le plus souvent lorsqu'elle est entièrement développée. Ce sont des cellules ectodermiques ou entodermiques qui ont émigré dans la profondeur. Il n'y a pas lieu toutefois de refuser à cette couche le nom de *mésoderme*. Cette origine se retrouve constamment dans toute la série. Quel que soit le mode de formation du feuillet moyen, il dérive toujours de l'un ou de l'autre des deux premiers. Le fait que les cellules qui le composent ont émigré isolément et tardivement, au lieu d'émigrer en bloc, ou de naître d'une masse mésodermique primitivement formée, ne nous paraît pas suffisant pour exiger cette distinction du mésoderme et de la mésoglée.

Quoi qu'il en soit, nous sommes loin du mésoderme si compliqué que nous avons décrit chez les Spongiaires. Ceci suffirait à justifier, s'il en était encore besoin, la séparation absolue des deux embranchements : le terme d'*Epithelaria*, proposé par Lendenfeld pour les Cœlentérés proprement dits, est parfaitement justifié.

Il n'y a d'autre part jamais de délamination du mésoderme. *Il n'existe donc, chez aucun Cœlentéré, de cavité générale* (4).

(1) Metschnikoff, *Über die intracelluläre Verdauung bei Cœlenteraten*. Arb. Wien, t. V, 1883.

(2) Bourne, Q. J., t. XXVII, 1887.

(3) Cette teneur en eau augmente quand la salure diminue, on l'a trouvée de 97,90 p. 100 dans une *Aurelia aurita* de Kiel.

(4) On devrait dès lors, semble-t-il, rejeter comme impropre le terme *Cœlentéré* créé par Leuckart qui exprimait par là l'idée que la cavité générale était confondue avec l'intestin. Mais ce terme a été consacré par l'usage, et nous ne pensons pas que la raison invoquée soit suffisante pour nécessiter un changement. La nomenclature serait, à ce compte, essentiellement instable, ce qu'il faut éviter à tout prix.

Il nous faut maintenant étudier dans son ensemble le groupe des Cœlentérés; le peu de développement des divers organes nous empêchera de traiter ce chapitre d'après le plan adopté pour tous les autres. Nous aurons à faire ici surtout de la morphologie extérieure. Mais il va en ressortir pour nous des résultats d'une importance capitale. Nous allons assister peu à peu à la formation d'organismes de plus en plus élevés, non pas seulement par l'association d'éléments en tissus, mais surtout par le groupement d'individus et la division du travail physiologique entre eux. C'est en étudiant le groupe qui nous occupe, que Edmond Perrier a pu montrer comment des êtres complexes se constituaient par l'association d'individus plus simples rassemblés en colonies, comment les divers membres de ces colonies perdaient peu à peu leur individualité, et arrivaient à dépendre de plus en plus les uns des autres, au point qu'ils ont été pris souvent pour les *organes* d'un nouvel être plus compliqué; comment enfin ces individus de second ordre pouvaient s'associer de façon à former une colonie plus complexe que la précédente, et qui, par une individualisation progressive, arrive à former elle-même un être unique, individu de troisième ordre (1). C'est chez les Cœlentérés que cette théorie présente sa plus brillante application, c'est en la suivant pas à pas que nous allons exposer la marche progressive de la différenciation dans chacun des trois groupes.

§ 2. — *Constitution des Hydroméduses.*

Comme la *Protohydra* est peu connue, nous pouvons prendre comme point de départ du groupe l'Hydre d'eau douce, soit l'*Hydra viridis*, soit l'*Hydra grisea*, communes l'une et l'autre dans nos étangs et bien étudiées toutes deux (fig. 90). On a objecté que ce n'était pas à proprement parler la forme primitive des Cœlentérés, que celle-ci devait forcément être nageante, et analogue aux *Planula*, c'est-à-dire aux larves ciliées de la plupart des Hydraires. C'est là en effet un fait probable, et il est à croire que l'ancêtre primitif du groupe qui nous occupe était un organisme cilié à deux sortes de cellules, les unes endodermiques, les autres ectodermiques, analogue à l'être représenté figure 91, qui est une larve d'hydraire (*Eucope polystyla*). Mais il faut reconnaître aussi qu'à cette époque le type Cœlentéré n'est pas même formé, et en définitive la forme que nous présente l'*Hydre d'eau douce est*

(1) E. Perrier, *Les Colonies animales et la formation des organismes*, Paris, 1881.

la forme la plus simple que puisse nous présenter un Cœlentéré vraiment caractérisé.

Rappelons ici quelques-unes des propriétés spéciales à cet animal ; cet exposé est indispensable pour l'intelligence de ce qui va suivre.

Étude de l'hydre d'eau douce. — C'est un sac dont les parois présentent trois feuillets, dont la structure est telle que nous venons de l'étudier. Il offre un seul orifice servant à la fois de bouche et d'anus, et conduisant dans la cavité du sac, qui n'est autre que la cavité digestive.

Autour de la bouche sont placés des bras en nombre variable, les *tentacules* ; ils sont très contractiles et constituent à la fois des organes de tact, de défense et de préhension. Aussi présentent-ils de nombreuses cellules urticantes, musculaires et sensorielles. Ces bras sont creux et communiquent avec la cavité digestive. Mais c'est là une exception parmi les Hydraires.

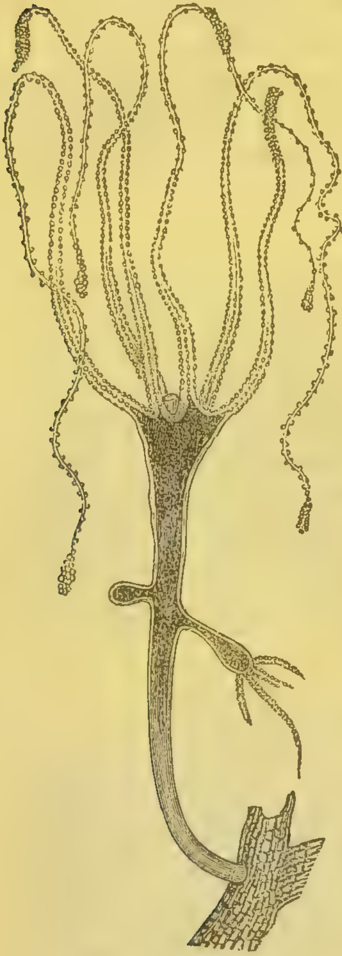
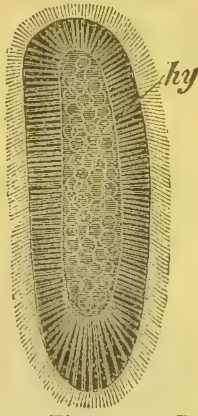


Fig. 90. — *Hydra fusca*, avec deux bourgeons.



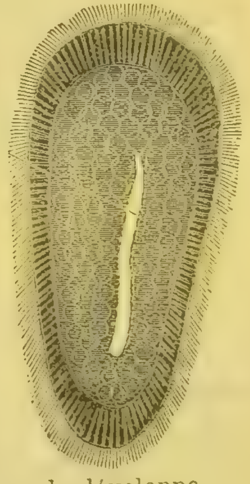


Fig. 91. — Deux phases du développement de l'*Eucope polystyla*. — *hy*, endoderme.

Ainsi constituée, l'Hydre s'attache aux divers objets, pierres, algues, etc., qui se trouvent à sa portée, au moyen d'un liquide visqueux sécrété par son pied. Elle se déplace en glissant d'un point à un autre, ou même peut effectuer des mouvements plus rapides, en marchant à l'aide de ses bras et de son pied, à la manière des chenilles arpenteuses.

La *reproduction* peut se faire par divers procédés :

1° Si l'on morcelle un individu, il se reconstitue complètement de lui-même. Si la section est transversale, il se forme un nouveau pied et de nouveaux tentacules; si elle est longitudinale, le fragment s'enroule, et les deux bords de la plaie s'affrontent et se soudent (1). Trembley a obtenu ainsi d'une seule Hydre 50 individus, en prenant la seule précaution d'attendre que les effets des premières sections aient été un peu réparés. Mais ce n'est pas là un procédé naturel de reproduction. La reproduction par division ne s'observe que chez la *Protohydra.* Les faits précédents nous montrent cependant que, malgré cette individualité si nette au premier abord de l'Hydre d'eau douce, les éléments anatomiques conservent une indépendance presque complète. On doit en conclure que chaque élément anatomique, possédant sa vie propre, est un individu; il s'unit à ses congénères et se solidarise avec eux de façon à constituer une individualité d'ordre plus élevé, l'individualité de l'Hydre, mais celle-ci reste encore relativement peu définie.

2° La reproduction sexuée s'effectue par la conjugaison d'œufs et de spermatozoïdes portés par le même individu. Ces éléments prennent toujours naissance dans l'ectoderme. Au point où ils se trouvent, se forme une saillie qui grossit jusqu'à leur maturité, et qu'on désigne sous le nom de *gonophore.* Les gonophores mâles se forment à la partie supérieure, les femelles à la partie inférieure. Ceux-ci donnent naissance à plusieurs œufs, mais un seul arrive à maturité, les autres s'atrophient et leur substance sert à la nutrition de l'œuf définitif.

3° Le procédé qui nous intéresse le plus est le procédé de reproduction par bourgeonnement (fig. 90). Les bourgeons peuvent se produire partout, mais surtout au point de jonction du corps et du pied. Ce sont d'abord de petites proéminences à la formation desquelles prennent part les trois feuillets. Le bourgeon grandit rapidement; il est creusé à l'intérieur d'une cavité qui communique avec la cavité gastrique de la mère; bientôt, il se produit une bouche à l'extrémité; celle-ci s'entoure de tentacules, et on a une seconde hydre pareille à l'hydre mère.

Mais ces *blastozoïdes* ne restent pas longtemps attachés au point où ils se sont formés, ils se séparent bientôt pour mener une vie indépendante. L'Hydre ne forme donc pas normalement

(1) Trembley, *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polype d'eau douce à bras en forme de cornes.* Leyde, 1744. — Trembley avait en outre indiqué que l'Hydre d'eau douce pouvait être retournée comme un gant, et que, dans ces conditions, l'ectoderme et l'endoderme échangeaient simplement leurs fonctions. Les expériences d'Engelmann et de Marshall viennent à l'encontre de ces conclusions (Z. A., t. I, 1878. — Z. W. Z., t. XXXVII, 1882).

de colonies; il en est de même pour un petit nombre de genres (*Hydra*, *Protohydra* (1), *Microhydra*, *Thiarella*, *Corymorpha*, *Heterostephanus*, *Monocaulus*). Cependant dans certaines conditions, lorsque par exemple on donne à l'animal une nourriture abondante, les bourgeons ne se séparent pas de l'Hydre mère, et on a pu compter jusqu'à 13 blastozoïdes portés sur un même individu primitif et portant eux-mêmes des bourgeons; c'était, on le voit, une véritable colonie, mais accidentelle et nullement normale.

Colonies d'hydraires (2). — Chez la plupart des Hydraires marins, la réunion en colonies est devenue absolument générale; de l'individu né directement de l'œuf (oozoïde) naissent par bour-



Fig. 92. — *Hydractinia echinata*, sur une coquille de *Buccinum undatum*, vivant en commensalisme avec un Pagure (Allmann).

geonnement une multitude de polypes nouveaux (blastozoïdes), qui restent attachés ensemble de façon à constituer une colonie. Ces polypes sont portés sur un support commun qu'on appelle l'*hydrorhize*. Il est formé de filaments creux faisant communiquer entre elles les diverses cavités gastriques. Ces filaments sont tantôt ramifiés en arborescence, tantôt enchevêtrés en un réseau plus ou moins serré, qui s'attache aux corps étrangers, et d'où émergent les polypes (fig. 92); ceux-ci peuvent être sessiles, ou portés au sommet d'un pédoncule ramifié (*hydrocaule*). Les tissus qui composent la partie vivante de cette hydrorhize constituent le *cœnosarc*. On y retrouve les éléments du corps des polypes; l'ectoderme n'a généralement qu'une couche de cellules; les

(1) La *Protohydra* ne produit pas de bourgeons.

(2) Allman, *A Monography of Gymnoblastic or Tubularian Hydroides*, 1871-1876.

nématocystes et les cellules musculaires y manquent ou sont peu abondants.

Squelette des hydraires ou périsarc. — Les colonies d'Hydraires présentent fréquemment une enveloppe de soutien, un squelette chitineux, mais sa disposition varie avec les groupes. On le désigne sous le nom de *périsarc*. Dans l'ordre des Hydraires il est très peu développé. Il n'existe, chez l'Hydre et quelques autres genres (*Corymorpha*, etc.), que comme une délicate cuticule, recouvrant l'ectoderme et ne laissant que quelques pores pour le passage des nématocystes. Dans ce cas, la colonie ne peut se soutenir, et est forcée de ramper sur les objets qui sont à sa portée. Chez les autres Hydraires, il constitue un revêtement chitineux, entourant l'hydrorhize et les hydrocaules et permet la constitution d'une colonie arborescente. Mais jamais dans ce groupe il n'entoure les Polypes.

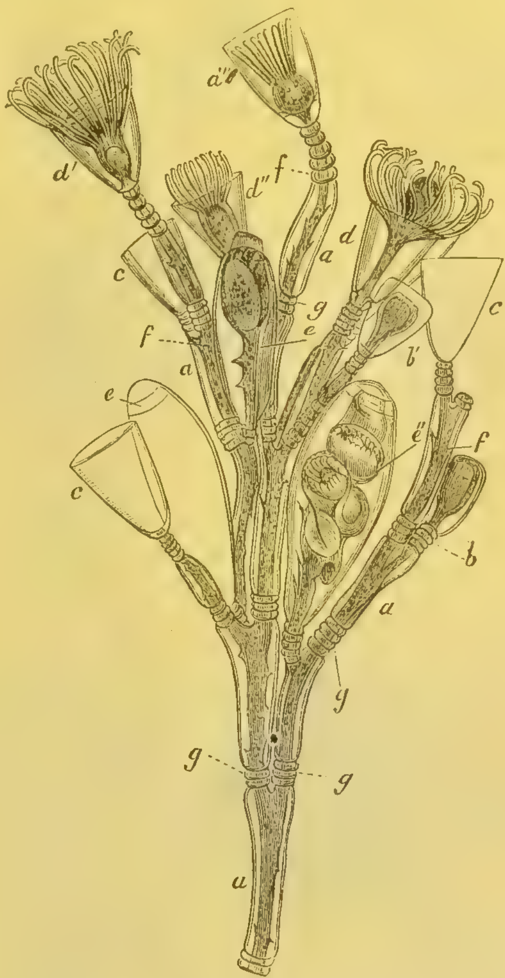


Fig. 93. — *Campanularia* (*Obelaria*) *gelatinosa*, Pall. — *a*, rameau de l'hydrocaule; *b*, *b'*, bourgeons en voie de développement; *c*, *c'*, loges (hydrothèques) vides de polypes; *d*, *d'*, *d''*, polypes à divers états de rétraction; *e*, gonothèque vide; *e'*, *e''*, développement des gonophores (méduse = *Obelia*); *f*, cœnosarc; *g*, étranglements annulaires à la base des rameaux (Van Beneden).

Il n'en est pas de même chez les Campanulaires, où le tube chitineux forme un calice autour de chaque polype (fig. 93 et 94). La colonie est ainsi recouverte dans toute son étendue par le périsarc; elle prend une forme arborescente, dans laquelle les polypes sont pédonculés (Campanulaires) (fig. 93) ou sessiles. Dans ce dernier cas, ils peuvent être disposés sur un seul rang (Plumulaires) (fig. 94), ou sur deux rangs, opposés ou alternes (Sertulaires).



Forme des polypes. — Les polypes ont une forme plus ou moins analogue à une Hydre, mais avec des variations dans la forme et la position des tentacules et des autres parties du corps.

Les tentacules sont en général abondants, mais leur nombre se réduit dans quelques cas exceptionnels. Il y en a 8 chez les *Myriothela*, 2 seulement dans le *Lar Sabellarum* (1), et même 1 dans le *Monobrachium* (2).

Ils se disposent autour de la bouche suivant un cercle ou deux cercles (*Tubulariidés*). D'autres fois, ils sont épars sur la partie antérieure du corps (*Corynidés*, *Clavidés*), et peuvent même (*Myriothela*) se concentrer dans la région pédieuse.

Fig. 94. — Portion du polypier d'*Antennularia antennina*, Flem. — *a*, hydranthe épanoui; *b*, hydranthe rétracté; *c*, hydrothèque; *d*, segments successifs du polypier; *e*, nématophores impairs, a protoplasma rétracté: *e'*, les mêmes dont le protoplasma émet des pseudopodes; *f*, nématophores pairs, à pseudopodes épanouis.

(1) Hincks, A. N. H., 4e sér., t. X, 1872.
(2) Mereschkowsky, *id.*, *ibid.*, t. XX, 1877.

Ils sont quelquefois tous semblables, d'autres fois ils se ramènent à deux types différents, notamment lorsqu'il existe deux cercles de tentacules.

Leur forme est essentiellement variable; parfois filiformes et couverts de nématocystes dans toute leur étendue, ils peuvent d'autres fois avoir tous leurs organes urticants concentrés en une sphère placée à leur extrémité. Ils ne sont creux comme dans l'Hydre, que chez les *Myriothela* et le *Polypodium;* chez tous les autres, l'intérieur est occupé par un cordon de grosses cellules endodermiques disposées sur un seul rang.

Polymorphisme des polypes. — Les Polypes ainsi associés restent quelquefois tous semblables et remplissent tous les mêmes fonctions; mais le plus souvent, les divers individus de la colonie se divisent le travail physiologique, et, comme il arrive toujours en pareil cas, leur constitution se modifie de manière à s'adapter à la fonction qui leur est échue.

C'est là un perfectionnement considérable de l'ensemble de la colonie, puisque la division du travail physiologique est le mode constant sous lequel se manifeste le progrès organique.

Mais en même temps, se produit évidemment une diminution notable dans l'indépendance mutuelle des polypes, qui acquièrent concurremment une solidarité de plus en plus grande.

On distingue, au maximum de différenciation, cinq espèces d'individus :

1° Les uns conservent la forme d'une hydre avec ou sans tentacules; c'est à eux que s'applique la description générale que nous donnions tout à l'heure. Ils sont chargés du travail digestif. On les appelle des *gastrozoïdes.*

2° D'autres sont chargés de la protection de la colonie, en surveillant les alentours. Ce sont des polypes dépourvus de bouche, auxquels on donne le nom de *dactylozoïdes.* Ils ont en général la forme de filaments longs, très extensibles, assez semblables à des tentacules. Mais ce sont de véritables polypes, car ils peuvent dans certains cas conserver leurs tentacules.

3° Les *machozoïdes* ou *nématophores* sont chargés à leur tour de la défense de la colonie. Ils ressemblent aux dactylozoïdes, mais sont munis à leur extrémité d'une forte batterie de nématocystes. Au moindre danger, ils se précipitent en avant, pour paralyser l'agresseur au moyen de leurs capsules urticantes (1).

On désigne également, chez les Plumulaires, sous le nom de

(1) Méreschkowsky, *Sur les nématophores des Hydroïdes. Soc. zool. France,* t. VII, 1882. A. Z. E., t. X, 1882.

nématophores, des individus placés à la base des Polypes normaux, et qui sont caractérisés par une dégénérescence remarquable. Les cellules qui les constituent sont en effet fusionnées en un syncytium amiboïde, qui peut s'allonger en longs pseudopodes hors du calice (fig. 94, *e*, *f*). On a émis l'hypothèse, assez gratuite d'ailleurs, que c'était la forme primitive des Polypes, et les Graptolithes siluriens auraient eu, d'après Allman, une constitution analogue. Cette hypothèse est repoussée par la plupart des paléontologistes actuels.

4° Certains polypes sont réduits à un état plus rudimentaire encore (*Podocoryne*). Ce ne sont plus que des épines cornées éparses sur le bord de la colonie. Ils n'ont plus rien de la forme du polype, mais se développent identiquement de la même manière et doivent par suite être regardés comme tels.

5° Enfin viennent les individus reproducteurs, ou *gonozoïdes*. Ceux-ci ont une importance capitale, et méritent de nous arrêter plus longuement.

Étude spéciale des gonozoides. — Si on fait une étude comparée des formes que peuvent présenter les individus reproducteurs dans toute la série des Polypes Hydraires, on se trouve en présence d'une variété si grande, que leur filiation morphologique offre une extrême difficulté. Les divergences d'interprétation que l'on rencontre à chaque pas, témoignent de l'embarras des zoologistes, en face de ce problème compliqué. Nous essayerons tout à l'heure de le déchiffrer. Mais tout d'abord, il nous paraît utile de rechercher les limites extrêmes entre lesquelles s'opère la variation.

Le cas le plus simple nous est montré par les gonophores de l'Hydre, simples saillies se manifestant en divers points du corps de l'animal.

Au maximum de différenciation, se constitue un appareil compliqué, pourvu d'organes spéciaux, qui naît par bourgeonnement comme ses congénères sur la colonie, et qui, arrivé à maturité, s'en détache pour devenir un organisme absolument indépendant, emportant dans son intérieur les produits mâles ou femelles. Cet organisme est une Méduse.

Étude générale de la méduse d'hydraire (fig. 95). — A un état de complet développement, la méduse a la forme d'une cloche, dont le battant est représenté par un tube, le *manubrium* (*b*), portant à son extrémité la *bouche*. Celle-ci s'ouvre dans l'œsophage, qui conduit dans l'*atrium* (*f*) ou cavité gastrique, placé au fond de la cloche. De l'atrium rayonnent des *canaux gastro-vasculaires*, au nombre de 4, qui sont creusés dans les parois de la

cloche, et arrivent jusqu'à son bord. Là, ils débouchent dans un

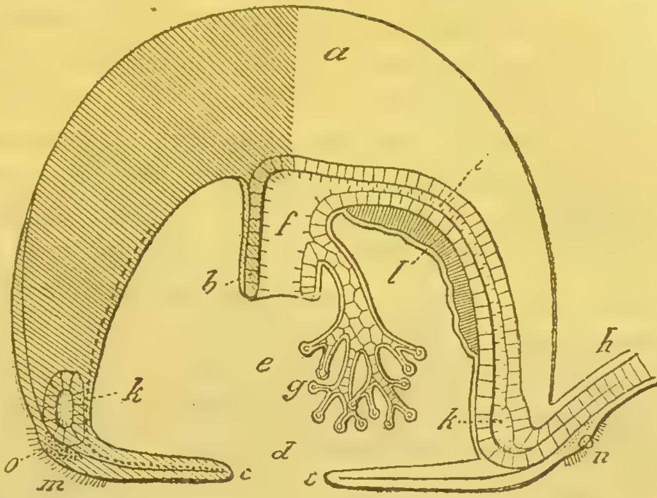


Fig. 95. — Schéma de Méduse Craspédote. — Coupe verticale passant par un tentacule à droite, entre deux tentacules à gauche : — *a*, ombrelle ; *b*, manubrium ; *c*, velum ; *d*, orifice du velum ; *e*, cavité de la sous-ombrelle ; *f*, atrium ; *g*, tentacule buccal ; *h*, tentacule marginal ; *i*, canal gastro-vasculaire ; *k*, canal circulaire marginal ; *l*, mésoderme de la sous-ombrelle ; *m*, zone sensorielle ; *n*, corpuscule marginal ; *o*, anneau nerveux. Une ligne pleine indique à gauche la limite de l'épithélium ombrellaire ; une ligne pointillée, celle de l'épithélium sous-ombrellaire (1).

canal circulaire (*k*), qui suit tout le bord de l'ombrelle et unit entre eux les quatre canaux gastro-vasculaires.

Du bord de l'ombrelle, partent enfin des tentacules (*h*), développés particulièrement à l'extrémité des canaux gastro-vasculaires, mais pouvant aussi partir d'un point quelconque. Ils contiennent parfois un canal, qui est une dépendance de l'appareil gastro-vasculaire.

Enfin l'ouverture de la cloche est rétrécie par une lamelle horizontale, le *velum* (*c*), attachée aux parois tout le long du canal circulaire.

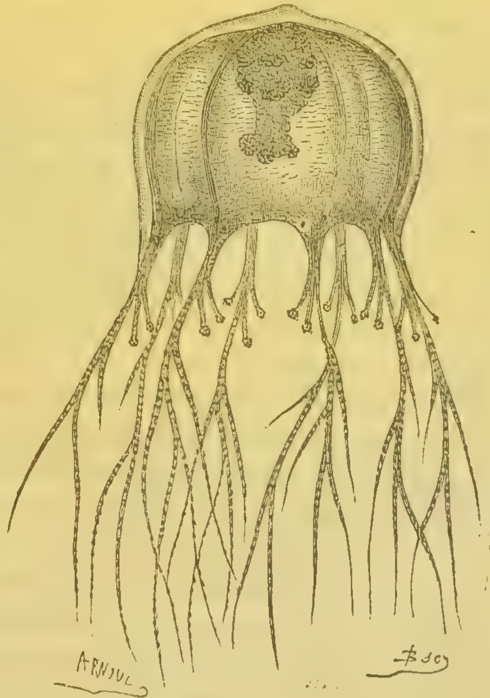


Fig. 96. — Méduse de *Cladonema radiatum.*

HISTOLOGIE DE LA MÉDUSE. — L'ectoderme tapisse toute la surface de la cloche, aussi

(1) Une disposition importante a été omise par le graveur : il devrait exister, à gauche, un cordon endodermique, reliant l'atrium au canal marginal, et représentant la coupe de la calotte endodermique, qui sépare l'ombrelle de la sous-ombrelle.

bien la portion concave que la portion convexe. Il constitue presque à lui tout seul le voile, qui n'est qu'un repli exodermique soutenu par une mince lamelle mésodermique. Il est formé de cellules aplaties, devenant musculaires sur le manubrium, les tentacules et la face concave de la cloche.

Il renferme des nématocystes qui se concentrent au bord de la cloche, en une batterie protégeant le système nerveux.

L'endoderme tapisse toutes les cavités internes : œsophage, atrium, cavités gastro-vasculaires et canal circulaire. Il se prolonge dans les tentacules pour former le revêtement de leur canal, s'ils sont creux, ou bien un axe solide, à cellules vacuolaires quand ils sont pleins. De plus, dans l'intervalle des canaux gastro-vasculaires de la cloche, il forme une couche continue et pleine, se rattachant sur les côtés aux canaux rayonnants, en haut à l'endoderme de l'atrium, en bas à celui du canal circulaire.

L'ensemble de l'endoderme constitue donc, dans l'épaisseur des parois de la cloche, une sorte de calotte continue où sont creusés les canaux gastro-vasculaires, et qui est revêtue de tous côtés par le mésoderme. L'ensemble des parties qui recouvrent cette calotte sur sa portion convexe est l'*ombrelle;* ce qui revêt sa partie concave est la *sous-ombrelle*. Dans les canaux gastro-vasculaires, les cellules endodermiques en contact avec l'ombrelle, sont plates; celles de la sous-ombrelle sont longues, ciliées et déterminent la marche de l'eau dans les canaux gastro-vasculaires.

Enfin, entre l'ectoderme et l'endoderme, se trouve le mésoderme. Celui de la sous-ombrelle est mince et se continue sur le manubrium et les tentacules. Au contraire, celui de l'ombrelle est épais et formé d'une substance gélatineuse, traversée par des fibres élastiques; il va en diminuant du sommet au canal circulaire, contourne celui-ci et se réunit au mésoderme de la sous-ombrelle, pour pénétrer dans le velum.

Organes des sens et corpuscules marginaux (1). — Enfin, l'organisation élevée des Méduses se manifeste par la présence d'organes des sens et d'un système nerveux.

Ces divers appareils sont formés exclusivement de cellules épithéliales plus ou moins modifiées. Le fait est particulièrement évident en ce qui concerne les *organes des sens*.

Sur toute la surface de l'ombrelle, mais particulièrement dans le voisinage du bord, existent de nombreuses cellules qui ne diffèrent des cellules épithéliales voisines que par leur connexion avec les fibrilles nerveuses sous-jacentes. Ce sont, d'après les

(1) O. et R. Hertwig, *Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen*, Jena, 1878.

frères Hertwig, des *cellules neuro-épithéliales indifférentes*, qui ne doivent donner à l'animal que des impressions vagues.

Chez les Trachynémides (*Aglaura*, *Rhopalonema*), il semble exister de véritables organes du tact, constitués par des groupes de cellules, munies chacune d'une longue soie (fig. 99 C).

De pareils organes se retrouvent dans d'autres groupes de Méduses, mais n'atteignent pas un développement aussi net.

Les principaux organes des sens sont les *ocelles* et les *organes auditifs*. Dans le groupe des Méduses d'Hydraires, les deux espèces d'organes ne sont jamais réunis (sauf chez la *Tiaropsis*), si bien que

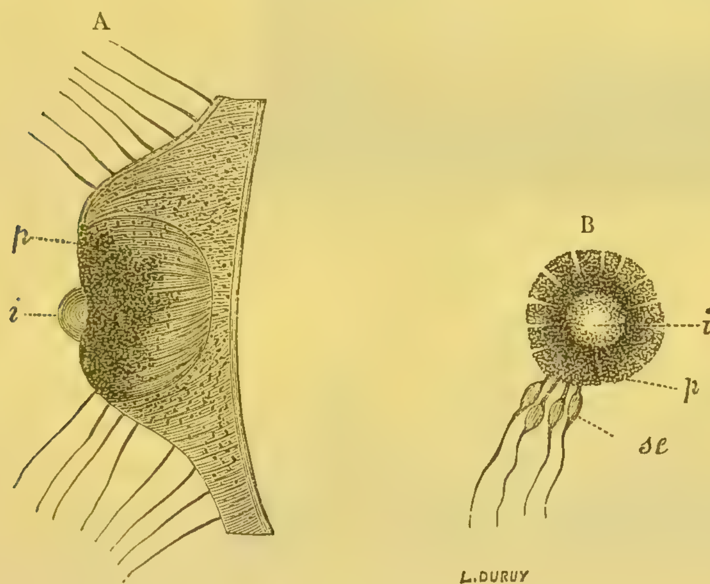


Fig. 97. — A. Ocelle de *Lizzia Kœllikeri*, vu de côté, après traitement par l'acide osmique étendu. — B. Le même, vu de face, dissocié après traitement par l'acide acétique. — *i*, cristallin ; *p*, cellules pigmentaires ; *se*, cellules sensorielles (O. et R. Hertwig).

les frères Hertwig ont proposé d'employer la présence des uns ou des autres pour la classification de ces Méduses. Les *Ocellées* correspondent à l'ensemble des *Anthoméduses*, et à quelques familles des *Leptoméduses* (*Thaumantidés*, *Cannotidés*, quelques *Eucopidés* et *Æquoréidés*).

Les *Vésiculées* ou Méduses à otocystes, comprennent toutes les autres *Leptoméduses* et les *Trachyméduses*.

Les *ocelles* sont en général situés à la base d'un tentacule, et le plus souvent sur sa face externe. Leur constitution est extrêmement simple (fig. 97). Ce sont des groupes formés de deux espèces de cellules : des cellules sensorielles (*se*) et des cellules pigmentaires (*p*) rouges, brunes ou noires.

L'œil est en général supporté par un amas de cellules et de

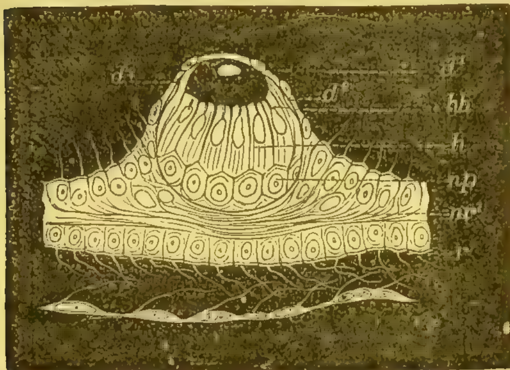
fibrilles nerveuses, qui le relient au cercle nerveux placé au-dessous.

Dans certains genres (*Lizzia*), il s'y ajoute une lentille de nature cuticulaire (fig. 97, *i*).

Les *organes auditifs* sont plus répandus et surtout plus variés. Ils sont développés près de l'anneau nerveux interne sur la face interne du velum, par conséquent aux dépens de l'exoderme sous-ombrellaire.

La disposition la plus simple est celle des Leptoméduses. L'organe auditif présente deux espèces de cellules : 1° des *cellules à otolithes* (fig. 98) à l'intérieur desquelles se trouve une concrétion ; 2° des *cellules auditives*, basses et plates, disposées autour des premières. Celles-ci ont une forme très particulière, la figure 98 A (*h*) les montre de face; sur leur face aplatie supérieure, part un prolongement en forme de cil (*hh*), qui se recourbe de façon à devenir parallèle à la surface plate de la cellule, et vient s'appliquer contre la cellule à otolithe.

A



B

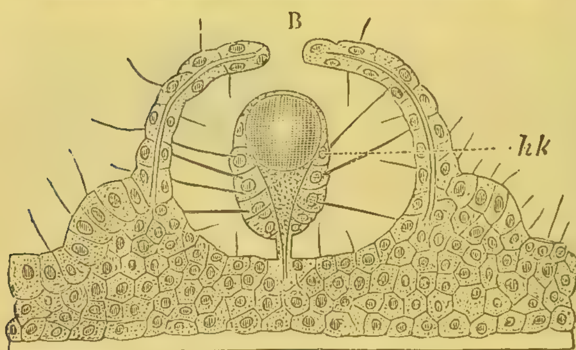


Fig. 98. — Organes auditifs des Méduses. — A. Type des Craspédotes vésiculées (*Phialidium*) : d^1, épithélium ombrellaire ; d^2, épithélium sous-ombrellaire ; *h*, cellules auditives en forme de ruban ; une soie, *hh*, part du milieu de chaque cellule, au-dessus d'elle, et se dirige vers la cellule à otolithe, située vers le haut de la vésicule. Son noyau seul est figuré, en blanc; l'otolithe a été dissous par l'acide osmique ; nr^1, anneau nerveux supérieur ; *np*, coussinet nerveux ; *r*, canal gastro-vasculaire marginal (O. et R. Hertwig). B. Organe auditif de *Rhopalonema* : *hk*, corbeille auditive; autour d'elle, l'exoderme s'est soulevé, de façon à former une vésicule incomplète ; sur les parois de la vésicule, cellules à longues soies sensorielles (O. et R. Hertwig).

Tout en gardant la même structure histologique, les organes de cette espèce peuvent présenter deux types différents.

Les cellules peuvent se disposer côte à côte, ou tapisser le fond d'une fosse légèrement creuse (*Mitrocoma*). Elles peuvent aussi, si la fosse se creuse plus profondément, au point que ses bords

viennent à s'affronter, constituer le revêtement d'une vésicule close (fig. 98 A).

Tout différent est l'organe auditif des Trachyméduses (fig. 98 B). On peut le considérer comme un tentacule très raccourci, auquel O. et R. Hertwig ont donné le nom de *corbeille auditive*. L'axe est constitué par des cellules entodermiques, dont une ou plusieurs sont renflées, et remplies par une grosse concrétion (otolithe), tandis que les autres sont aplaties et présentent les caractères ordinaires. Cette portion axile est revêtue par des cellules exodermiques qui n'offrent aucune particularité. Mais tout autour de ce tentacule auditif, sont disposées de grandes cellules neuro-épithéliales, munies de cils d'une longueur si grande, qu'ils dépassent celle de la corbeille elle-même. Celle-ci, entrant en mouvement sous l'influence des vibrations sonores, frappe contre les cils, et c'est grâce à ce choc que les cellules neuro-épithéliales reçoivent l'impression, laquelle est transmise par des fibrilles nerveuses aux centres sous-jacents. Quelquefois les cellules auditives ne dépassent pas le niveau de l'épithélium environnant (*Aglaura*). Mais dans d'autres cas (*Cunina*), elles forment un coussinet, très saillant chez certaines espèces (*C. sol maris*). Enfin chez les *Rhopalonema* (fig. 98 B), un repli circulaire s'élève tout autour de la corbeille, et, par l'affrontement et la soudure de ses bords, forme une vésicule entourant complètement l'organe auditif.

L'organe auditif des *Géryonides*, la dernière famille du groupe des Trachyméduses, se rattache à ce dernier type. C'est encore une vésicule, entourant une corbeille auditive fixée par un pédoncule en un point de ses parois. Mais l'organe est ici plongé profondément dans le mésoderme. De plus, les parois de la vésicule sont tapissées par des cellules plates, et pareilles à un endothélium. Les vraies cellules auditives, munies de leurs longues soies, se trouvent fixées sur la corbeille elle-même, et encore sur un de ses côtés seulement. Les filets nerveux du nerf auditif traversent donc ici le pédoncule de la corbeille.

Système nerveux des méduses craspédotes. — Les Méduses dérivées des Hydraires ont un système nerveux central, ayant la forme d'un double anneau, courant tout le long du bord de l'ombrelle (fig. 99 A, n_1 et n_2); c'est une formation purement exodermique, isolée de la mésoglée par une membrane anhiste; les deux anneaux sont séparés par la lamelle de soutien du velum. Tous les deux sont composés de fibrilles nerveuses, d'une finesse extrême (fig. 99 B), et de cellules ganglionaires. Celles-ci sont surtout abondantes dans l'anneau inférieur; ce dernier, d'ailleurs, plus indépendant de l'épithélium, montre des caractères très nets

de supériorité, relativement à l'anneau supérieur, qui est entièrement plongé dans l'exoderme.

Les fibrilles nerveuses aboutissent à des cellules neuro-épithéliales, allongées, terminées par une soie sensorielle, et entremêlées avec des cellules indifférentes de soutien. On trouve tous les passages entre les cellules neuro-épithéliales et les cellules ganglionnaires, ce qui permet de considérer, avec Hertwig, ces dernières comme des cellules épithéliales émigrées dans la profondeur.

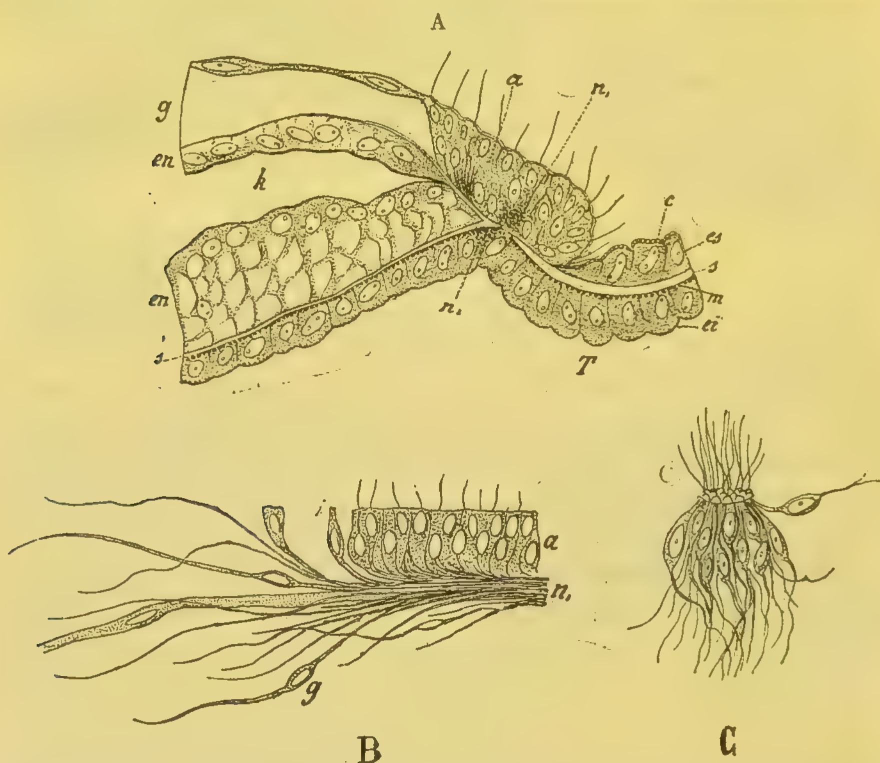


Fig. 99. — A. Coupe du bord de l'ombrelle d'une *Æginide* (*Cunina lativentris*) : T, velum ; *a*, épithélium sensoriel ; n_1, anneau nerveux supérieur ; n_2, anneau nerveux inférieur ; *es*, exoderme supérieur ; *ei*, exoderme inférieur ; *c*, cuticule ; *s*, lamelle de soutien ; *g*, mésoglée ; *m*, couche musculaire ; *en*, endoderme ; *k*, canal gastro-vasculaire.

B. Anneau nerveux supérieur de *Lizzia Kœllikeri*, isolé et partiellement dissocié : n_1, fibres nerveuses ; *g*, cellules ganglionnaires ; *a*, cellules sensorielles.

C. Corpuscule sensoriel isolé d'*Æquorea Forskalea*, dépendant de l'anneau nerveux superficiel (O. et R. Hertwig).

Chez la *Carmarina*, on a vu de nombreux filets nerveux traverser la membrane de soutien et faire communiquer entre eux les deux anneaux. Il n'est pas douteux qu'il en soit de même dans tous les autres types, mais l'observation n'a pu en être faite.

Ce système nerveux central ne donne pas naissance à des nerfs véritables, mais à un plexus de fibres et de cellules nerveuses,

qui se répand sur toute la surface de la sous-ombrelle, entre la couche épithéliale et la couche musculaire. La convexité de l'ombrelle ne présente aucun élément nerveux.

Enfin, en ce qui concerne le velum, les cellules nerveuses y sont rares ou absentes, et on peut dire que, d'une façon générale, les muscles du velum sont innervés directement par l'anneau nerveux.

Tel est l'organisme compliqué qui constitue le stade le plus élevé où puisse atteindre l'individu reproducteur. La marge, on le voit, est grande depuis le gonophore de l'Hydre, et permet nombre de variations.

Valeur morphologique des méduses. — Leur mode de formation sur les colonies d'hydraires. — Une dernière question se pose : Que représente une Méduse ? Est-ce un polype, profondément modifié? Est-ce au contraire un ensemble de polypes intimement soudés, et réunis de façon à acquérir une individualité commune ? Cette dernière hypothèse s'appuie sur le mode de développement des Méduses sur la colonie d'Hydraires. Au point où la Méduse va se former, apparaît une hernie, qui grandit, s'épaissit et détermine finalement la formation d'une capsule intéressant à la fois les trois feuillets. L'exoderme se divise alors en deux couches ; une fente apparaît entre elles, et la partie externe, s'accroissant de plus en plus, forme une enveloppe purement exodermique autour du bourgeon central muni de ses trois feuillets ; celui-ci donnera naissance à la méduse tout entière. A son sommet, naissent en croix quatre bourgeons distincts, mais reliés par un repli de l'exoderme. Puis un cinquième apparaît au centre. Ils grandissent tous simultanément, mais tandis que le bourgeon médian s'allonge, en restant en tout comparable à un polype ordinaire, pour former le manubrium, les quatre latéraux s'élargissent et s'aplatissent; ils finissent par se rejoindre : ce sont eux qui formeront l'ombrelle de la Méduse.

On a considéré ces cinq bourgeons comme représentant autant de polypes. Dans ces conditions, la Méduse ne serait pas un individu, mais un ensemble de cinq individus. Elle serait exactement analogue (1) à la fleur des Phanérogames, formée, comme elle, de plusieurs éléments — les feuilles — associés en vue de la reproduction sexuée de l'espèce.

Mais on a pu aussi bien comparer la Méduse à un polype unique, représenté par le manubrium, tandis que les bourgeons latéraux seraient des tentacules. On conçoit en effet, avec Allman, que, le type Méduse une fois constitué, ses parties doivent tendre à se développer par le procédé le plus simple qui puisse être imaginé ; — c'est précisément celui qui est réalisé. Le mode de développement, en d'autres termes, ne serait pas différent si la Méduse était un simple polype différencié, et à développement raccourci.

Divers degrés de différenciation des gonozoides. — Nous avons indiqué dans les pages qui précèdent la structure des deux types extrêmes sous lesquels peuvent se présenter les gonozoïdes : le gonophore d'une part, la méduse de l'autre. Entre ces deux limites s'étage toute une série de formes intermédiaires, dont la figure 100 donne les plus importantes. Il semble y avoir une continuité absolue entre les membres de cette série.

(1) Jœger, *Manuel de zoologie.*

Mais s'il est naturel de donner à une méduse au moins la valeur d'un individu, beaucoup de zoologistes se refusent à admettre qu'un simple sporosac puisse être élevé à la même dignité. C'est là le point capital de toute la discussion.

Doit-on considérer *dans tous les cas* les organes reproducteurs des Hydraires comme des individus, des *gonozoïdes ?* Doit-on, au contraire, suivant leur organisation plus ou moins développée, les regarder tantôt comme de simples organes dépendant d'un autre polype, tantôt comme des polypes spéciaux ? Mais dans ce dernier cas où s'arrêter? Quelle limite établir, qui sépare nettement les deux cas réalisables ? Puisque la continuité est absolue dans les variations de la forme, ce n'est pas cette dernière qui servira de critérium.

On a dit que souvent la position où naissent les gonophores permet de

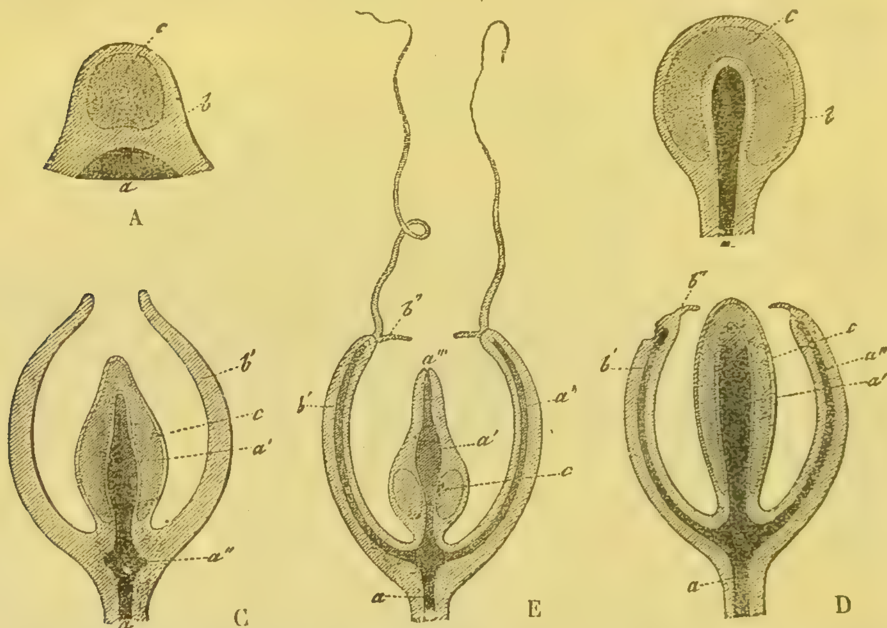


Fig. 100. — Morphologie des gonophores chez les Hydraires, conduisant du sporosac de l'Hydre (A) à la Méduse complète (E). — *a*, cavité cœlentérique et ses prolongements dans les bourgeons; *a'* formation de l'œsophage de la méduse; *a''* canaux gastro-vasculaires ; *a'''*, bouche; *b*, parois du bourgeon; *b'*, soulèvement des parois pour former l'ombrelle; *b''*, velum ; *c*, produits sexuels (Gegenbaur).

résoudre la question. Dans la *Coryne pusilla*, les sporosacs naissent sur les polypes entre les tentacules, et non pas sur le cœnosarc commun, comme le font les polypes eux-mêmes. Dans l'*Eudendrium ramosum*, les gonophores portés par de minces pédicules s'insèrent sur les polypes ordinaires, à la base du cercle des tentacules, et retombent en dessous de ceux-ci, en formant une élégante couronne de sphères orangées. Il semble bien ici qu'on ait affaire à de simples organes, analogues par exemple à des tentacules, puisque c'est au milieu de ces derniers qu'on les rencontre.

Dans la *Tubularia indivisa*, la disposition est analogue, mais un peu plus compliquée. Entre les tentacules, se trouvent de petites tiges semblables d'abord elles-mêmes à des tentacules, mais sur lesquelles naissent bientôt plusieurs petits sporosacs, portés sur un mince et court pédicule, de sorte qu'au-dessous du polype, pendent gracieusement des grappes de sporosacs, disposées en couronne autour de la tige. Les sporosacs seraient ici des organes nés sur les tentacules.

Mais le *Corymorpha nutans*, qui produit des méduses libres, les porte justement aux mêmes endroits, à la base des tentacules externes des polypes ordinaires. En réalité, les méduses, tout comme les polypes, peuvent naître en un point quelconque du corps d'un polype. L'argument de position n'a donc aucune valeur.

Dans le groupe des CAMPANULAIRES, la disposition des individus reproducteurs est assez particulière. Sur un rameau long et renflé, le *blastostyle*, se trouvent portés une nombreuse série de gonophores pouvant présenter tous les degrés de différenciation observés chez les Hydraires. Cet ensemble est enfermé dans un sac chitineux dépendant du périsarc, et dont la cavité s'appelle le *gonangium*. Le blastostyle n'est qu'un polype modifié, qui a perdu ses tentacules et en général sa bouche; celle-ci est cependant représentée parfois par un étroit orifice, qui ne doit pas avoir une grande importance fonctionnelle.

Ici encore, on a voulu considérer le blastostyle comme le vrai gonozoïde, dont les gonophores seraient des dépendances. Mais l'argument tombe encore de lui-même, puisque chez beaucoup de Campanulaires le blastostyle porte de vraies Méduses, destinées à devenir libres, et à qui il faut bien reconnaître la qualité d'individu indépendant.

Chez les PLUMULAIRES et les SERTULAIRES, les gonozoïdes n'arrivent jamais à l'état de méduse. Ce sont des gonophores, où la forme polype est plus ou moins modifiée. Mais il se développe autour d'eux des organes de protection dont la nature même est assez variable.

Dans l'un des cas les plus simples (*Diphasia*), autour de chaque gonozoïde se disposent quatre, six ou huit feuillets recouverts de périsarc, formant comme un berceau, qui finit par constituer une capsule entourant le gonozoïde. Chez la *Sertularia pumila*, le même rôle est rempli par des individus ramifiés et creux. La différenciation va plus loin chez les *Plumulaires* (1). La colonie se compose d'une série d'hydrothèques successives, dont chacune est accompagnée à sa base de trois hydrothèques plus petites, servant de loges aux nématophores. A chaque article, à l'aisselle des deux petites hydrothèques latérales naissent des branches ou pinnules dont les unes sont stériles et les autres fertiles, ces dernières occupant exactement les mêmes positions que les autres. Dans l'intérieur du genre *Lytocarpus*, on voit toutes les transitions entre les pinnules stériles à deux rangs d'hydrothèques et les types où le rameau tout entier est différencié en vue de la reproduction. Des hydrothèques en nombre variable sont remplacées par des *gonoclades* (cellules à gonophores), tandis que les autres loges de la pinnule se recourbent en arceau au-dessus de celles-ci ; dans le *Lytocarpus distans*, toutes les loges de la pinnule ainsi recourbées en arceau, libres au début de leur développement, envoient des prolongements latéraux, et il se forme ainsi de chaque côté, une lame continue dont chaque arête porte à sa base un nématophore. Les deux lames se soudent enfin, de façon à former une enveloppe commune, et un organe nouveau, complètement clos, s'est constitué, qu'on appelle une *corbule*, et qui peut être comparé à un fruit.

(1) ALLMAN, *A Monography of the Gymnoblastic Hydroids*, 1872. — *Plumularidæ*, Challenger Reports, 1883.

L'organe reproducteur et ses parties protectrices représentent donc ici tout un rameau, ce qui est particulièrement visible dans les *Aglaophenia*.

En résumé, dans le problème relatif à la nature morphologique des gonozoïdes des Hydraires, toute la discussion est née uniquement de la difficulté qu'éprouve notre esprit, habitué à reconnaître des homologies précises et rigoureuses entre les organes, dans des groupes supérieurs où existe l'unité de plan de composition, à comprendre la plasticité extrême d'êtres aussi peu différenciés que les Hydraires. La notion d'individu n'est pas ici essentiellement distincte de celle d'organe et de celle de colonie. Il n'est pas possible de dire où l'individu commence à acquérir sa personnalité. L'étude du polymorphisme des polypes d'une même colonie nous a montré à quel point un individu pouvait se réduire.

Le problème actuel est absolument de même nature que celui qui se présente en ontogénie. Dans le bourgeonnement de l'hydre, depuis le moment où commence à se former le bourgeon, jusqu'au moment où l'hydre est entièrement formée, il y a continuité absolue dans les formes successives. Dès lors, à quel moment doit-on considérer le bourgeon comme constituant un individu ? Il est logique de le regarder comme tel dès son origine.

Il en est de même pour les gonozoïdes. Rien n'empêche de les considérer, quel que soit leur degré de simplicité ou de complication, comme des *individus* reproducteurs, et cela nous semble plus logique. Mais en réalité, c'est une question sans grande importance, et qui ne méritait pas une grande polémique.

Ce qu'il y a d'essentiel, c'est le fait d'un bourgeonnement possible en tous les points, capable de donner naissance à des organismes très variables comme complication et comme indépendance.

Autrement dit, un tentacule ne se développe pas autrement qu'un polype : un bourgeon, en un même point, peut donner naissance soit à un polype, soit à un rameau, soit à une Méduse. Dès lors, il faut avouer que la question manque d'intérêt.

Une nouvelle question se pose, plus intéressante, si l'on recherche la continuité des phénomènes : Les sporosacs sont-ils des Méduses dégradées? Sont-ce au contraire des gonozoïdes restés à un état inférieur et n'ayant jamais atteint la différenciation d'une Méduse? Il est probable que les deux cas existent.

La Méduse arrive quelquefois à se former complètement avec son ombrelle, ses tentacules et ses canaux gastro-vasculaires ; mais sa bouche est fermée, l'ouverture de l'ombrelle très petite, et elle ne se détache jamais du polypier. C'est le cas du *Tubularia Larynx*, de la *Gonothyræa Loveni*, etc. La Méduse n'a pas alors atteint un complet développement et reste adhérente au polype ; au contraire, chez le *Garveia nutans*, l'ombrelle et le sac stomacal sont l'un et l'autre clos, de sorte que le gonophore est alors constitué par deux vésicules concentriques. C'est une Méduse qui a dépassé le stade habituel, et où les quatre bourgeons latéraux ont atteint une croissance plus qu'ordinaire.

On pourrait multiplier les exemples, mais il nous suffit de retenir de ces faits la variabilité extrême du type gonozoïde. Cette variabilité n'est d'ailleurs soumise à aucune loi connue, et dans un même genre, à côté d'espèces pourvues de Méduses, s'en

trouvent d'autres qui n'en possèdent jamais. L'*Eudendrium racemosum* n'a que des gonophores : l'*Eu. ramosum* a des Méduses [*Lizzia octocilia*]. Quelquefois la Méduse d'un seul sexe est atrophiée, l'autre arrivant à un complet état de développement et se détachant pour nager librement. Chez la *Coryne squamata*, les méduses des deux sexes avortent ; chez la *Coryne aculeata*, elles arrivent toutes à un développement presque complet, mais ne se détachent pas. Dans l'*Eucoryne elegans*, la Méduse femelle devient seule libre ; dans les *Coryne mirabilis* et *gravata*, c'est la Méduse mâle ; enfin dans les *Syncoryne mirabilis*, *cleodora*, *Sarsii*, etc., les Méduses des deux sexes arrivent à l'état de complet développement.

Examen de la théorie des générations alternantes. — Frappé de la succession régulière des formes sexuée et asexuée, qu'il venait de découvrir, Sars tenta de généraliser la règle, en considérant la reproduction des Hydroméduses comme formant un cycle évolutif où les deux formes, sexuée et asexuée, alterneraient d'une façon continue. De l'œuf naîtrait une colonie de Polypes hydraires, laquelle donnerait par bourgeonnement (génération asexuée) une Méduse ; celle-ci à son tour produirait les œufs (génération sexuée), c'est-à-dire le point de départ. C'est là le mode d'évolution connu sous le nom d'*alternance de générations*.

Que faut-il penser de cette théorie ? Nous savons déjà qu'elle n'est pas générale chez les Hydraires et qu'il arrive souvent que les produits sexuels se développent dans la colonie même, sans interposition d'une seconde génération. Dans les cas où les Méduses existent à l'état libre, la théorie des générations alternantes est-elle l'exacte expression de la vérité ? Et s'il en est ainsi, comment expliquer cette alternance ?

Les recherches de de Varenne (1) répondent à ces questions. Elles montrent que fondamentalement la Méduse n'est pas chargée de la production des éléments sexuels, qu'elle n'est pas véritablement en un mot un individu sexué, mais un simple individu protecteur et nourricier, destiné surtout à disséminer les œufs.

En effet, bien longtemps avant l'apparition de la Méduse ou du gonophore, on constate à l'intérieur des polypes, ou plus souvent dans l'endoderme du cœnosarc général, des œufs à divers états de développement. L'œuf naît donc du polype hydraire lui-même.

Ce n'est que plus tard qu'il passe dans un bourgeon, qui est d'abord un simple diverticule de la cavité interne du Polype, et qui devient finalement un sporosac, une demi-méduse, ou une méduse.

Il est donc impossible de considérer le polype comme asexué, et la Méduse comme sexuée, puisque les œufs naissent dans le polype et arrivent tout différenciés dans le corps de la Méduse ; on doit considérer celle-ci comme uniquement chargée de la protection et de la dissémination de l'œuf.

Il y a cependant des cas où les produits sexuels ne se différencient que dans la Méduse complètement formée. La Méduse serait donc dans ce cas le vrai individu sexué. Mais c'est un simple cas d'accélération embryogénique comme nous en verrons de fréquents exemples par la suite. Il n'est pas rare en effet de voir, dans la suite du développement d'un être, un phénomène primitivement subordonné à un autre apparaître avant ce dernier. C'est ce qui se produit dans ce cas particulier. Mais, même alors il ne saurait être question de génération alternante. La Méduse n'est en effet qu'un indi-

(1) A. Z. E., t. X, 1882.

vidu différencié de la colonie d'Hydraires, de même génération que les autres polypes. Elle ne constitue donc pas de génération à part.

Le cas qui nous occupe est tout à fait comparable à celui des plantes phanérogames. On pourrait considérer celles-ci comme des colonies, dont les feuilles seraient les individus. La fleur, ensemble de feuilles différenciées pour la génération, est tout à fait comparable aux Méduses, et comme constitution, et comme fonction. Or personne n'a jamais considéré les plantes Phanérogames comme soumises à une alternance de générations, dans laquelle les fleurs et l'appareil végétatif seraient des phases séparées. Il doit donc en être de même chez les Hydroméduses.

Élimination graduelle de la phase hydre. — Dans un certain nombre de formes, la phase hydre tend de plus en plus à disparaître.

C'est chez les *Cunina*, Méduses vivant en parasites sur d'autres Méduses, que nous allons trouver les diverses phases de cette élimination.

Chez certaines d'entre elles (*Cunina octonaria*), l'œuf donne naissance à un bourgeon analogue au blastostyle des Campanulaires. Il produit à son extrémité aborale six à sept petits bourgeons qui se transforment en Méduses. La phase hydre est encore représentée par un polype hydraire, mais il se réduit à un blastostyle avorté.

Dans d'autres cas, la réduction de la phase hydre est poussée plus loin. Le polype issu de l'œuf se transforme lui-même en méduse. Il n'y a donc plus même apparence d'alternance de générations. Enfin, dans tout le groupe des Trachyméduses, ce rappel de la forme coloniale disparaît à son tour. L'œuf donne directement naissance à une méduse.

Résumé des caractères communs a toutes les méduses craspédotes. — Nous venons ainsi d'exprimer l'histoire évolutive d'un premier groupe de Méduses comprenant à la fois des Méduses nées par bourgeonnement sur une colonie d'Hydres, et des Méduses directement développées.

Tous ces êtres présentent un certain nombre de caractères communs, qui ont permis de les réunir dans un seul et même ordre. Les principaux de ces caractères peuvent se résumer de la façon suivante :

1° Leur taille est généralement petite (de 1 à 5 millimètres). Ce n'est qu'exceptionnellement qu'elles atteignent de plus grandes dimensions : tels sont les genres *Olindias* et *Carmaris* dont certaines espèces ont jusqu'à 1 décimètre ; les plus grandes appartiennent au groupe des Æquoréides dont l'une, l'*Æquorea Forskalea*, peut avoir 40 centimètres de diamètre.

2° Leur manubrium est un tube cylindrique, et la bouche est parfois pourvue de quatre petits tentacules.

3° Le bord de l'ombrelle est muni d'un velum (de là le nom de *Craspédotes*).

4° Les organes marginaux sont soit des ocelles, soit des otocystes, mais en général sans que les deux espèces d'organes puissent coexister. Ils ne sont recouverts par aucun repli du tégument (d'où le nom de *Gymnophthalmes*, Forbes).

5° Enfin les produits génitaux sont développés soit dans les parois du manubrium, soit dans le voisinage des canaux gastro-vasculaires, mais jamais dans des poches spéciales débouchant directement à l'extérieur (d'où le nom de *Cryptocarpes*, Eschscholtz).

Différents groupes de méduses craspédotes. — Malgré ces nombreux caractères communs, les *Méduses Craspédotes* présentent des variations nombreuses et difficiles à coordonner; c'est ce que l'on peut voir par le résumé suivant des caractères des quatre groupes qui les composent (1).

I. Méduses provenant de Polypes hydraires, pourvues d'ocelles et d'otocystes ectodermiques.

1. Anthoméduses. — Dérivant des Tubulaires. — Ont la forme d'une cloche conique ou pyramidale; — velum large; — des ocelles; — produits génitaux formant quatre bandes dans le manubrium, qu'ils rendent parfois carré; — quatre (rarement six ou huit) canaux gastro-vasculaires; — tentacules creux.

2. Leptoméduses. — Dérivant des Campanulaires. — Ont une forme aplatie, et une consistance molle; — velum étroit; — tantôt des ocelles, tantôt des otocystes; — produits génitaux dans le voisinage des canaux gastro-vasculaires; — le nombre de ceux-ci varie de quatre ou huit jusqu'à plus de deux cents; ils sont parfois ramifiés; — tentacules creux, correspondant aux canaux. — Outre les tentacules et les corpuscules marginaux, le bord de l'ombrelle porte d'autres organes, dont les plus importants sont des batteries de nématocystes, et aussi de petits tubercules creux, s'ouvrant par un pore terminal; leurs cellules sont pleines de concrétions et on les a considérés comme des organes excréteurs.

II. Trachyméduses. — Méduses ne passant jamais par la phase polype. Tentacules primitivement solides, à cordon axial endodermique. Les organes des sens sont quelquefois des ocelles, mais le plus souvent des *tentacules auditifs*, pareils à ceux que nous avons décrits plus haut (p. 183).

1. Trachoméduses (fig. 101). — Forme hémisphérique ou aplatie; — velum large; — bords de l'ombrelle avec un anneau marginal de cnidoblastes; — à l'état adulte, les tentacules sont creux; — bouche quadrilobée, dilatable au point de dépasser le diamètre de l'ombrelle; — quatre, six ou huit canaux gas-

(1) Hæckel, *System der Medusen*, Jena.

tro-vasculaires, unis par un canal circulaire marginal; dans quelques cas (*Olindias, Carmarina hastata*), du canal marginal partent d'autres canaux dont le nombre croît avec l'âge; ils se dirigent vers l'atrium et peuvent s'ouvrir à la base du manubrium; — produits génitaux développés dans les canaux gas-

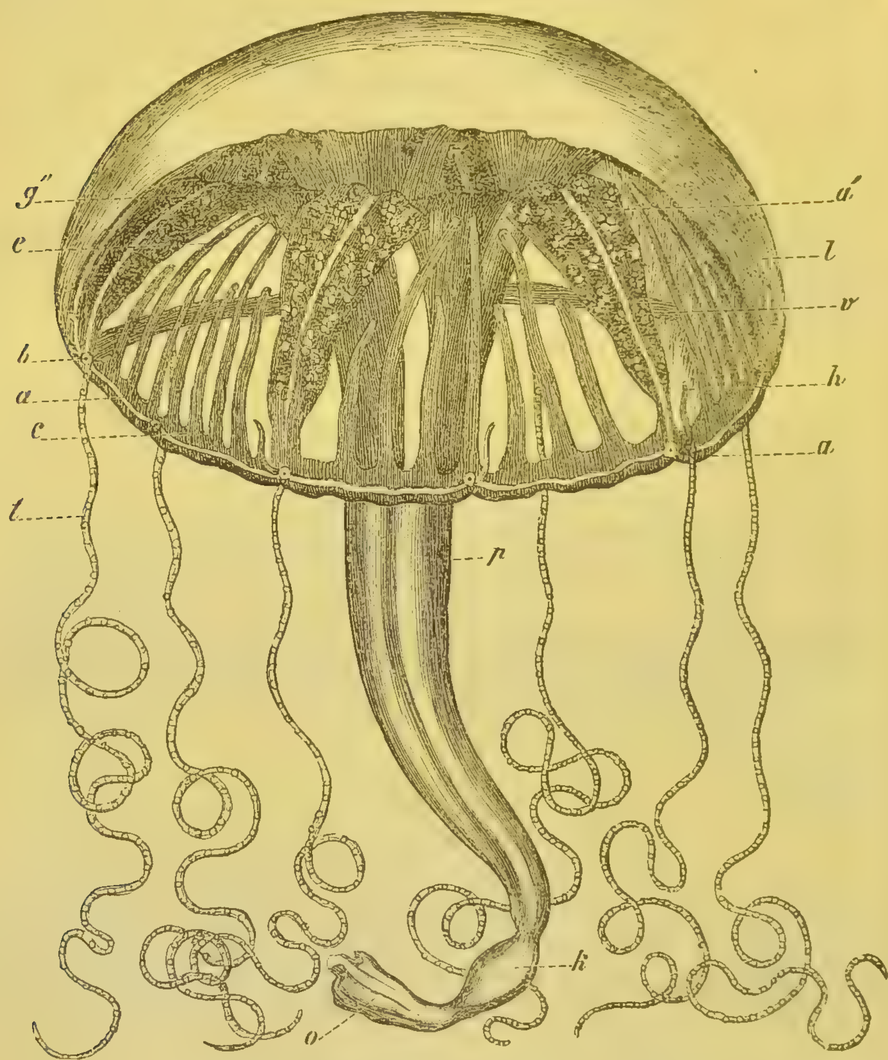


Fig. 101. — *Carmarina hastata*, Hæck., individu femelle de grandeur naturelle. — *a*, anneau nerveux sur le bord de l'ombrelle, entre l'anneau cartilagineux et l'anneau vasculaire, *c*; *a'*, nerf radial, se rendant au manubrium, dans le milieu de la paroi inférieure des canaux radiaires; *b*, corpuscules marginaux; *e*, canaux centripètes aveugles; *g''*, ovaire; *k*, dilatation du manubrium; *l*, mésoderme de l'ombrelle; *o*, bouche; *p*, manubrium; *t*, tentacules radiaires; *v*, velum.

tro-vasculaires, sur leurs parois sous-ombrellaires [Géryonidés, Pétasidés, Aglauridés, Trachynémidés].

2. Narcoméduses. — Méduses plates, dont l'ombrelle a le bord divisé en lobes, par l'insertion des tentacules; — ceux-ci sont rigides et se prolongent dans la paroi de l'ombrelle par un cordon cartilagineux; — manubrium très large à la base; — atrium portant sur sa paroi inférieure les produits génitaux; — canaux gastro-vasculaires en nombre variable (de 10 à 32) [Cunanthidés,

Æginidés, Solmaridés]. Le fait le plus important est la dilatation considérable des canaux gastro-vasculaires. Ils forment de véritables poches, diverticules de l'atrium, dont chacune correspond à un tentacule. Le canal marginal peut disparaître complètement (Solmaridés) ; il est alors remplacé par un cordon cartilagineux.

Il importe d'appeler l'attention sur ces profondes modifications, que nous aurons à invoquer tout à l'heure à propos du second ordre des Méduses, qui nous reste à examiner.

§ 3. — *Méduses Acalèphes* (1).

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES MÉDUSES ACALÈPHES. — En opposition au groupe des Méduses Craspédotes, se trouvent les ACALÈPHES, qui peuvent être définies par les caractères suivants :

1° Leur taille peut être considérable. Ainsi l'*Aurelia aurita* atteint 10 centimètres, le *Rhizostoma Cuvieri* 60 centimètres, et on a trouvé un exemplaire âgé de *Cyanea arctica* dont l'ombrelle mesurait $2^m,50$ de diamètre, et les tentacules 36 mètres de long !

2° Le manubrium a une section carrée ; la bouche est aussi carrée, et de ses angles partent quatre longs bras caractéristiques, simples ou branchus (fig. 104, *a*). Ces bras ne sont que des prolongements du manubrium, et ils sont recouverts sur leur face interne par l'endoderme cilié.

3° Le bord de l'ombrelle est dépourvu de velum (d'où le nom d'*Acraspèdes*) ; il est généralement divisé en huit lobes ou huit groupes de lobes par des incisures plus ou moins profondes.

4° Les corpuscules marginaux, placés entre les lobes de l'ombrelle, sont à la fois visuels et auditifs ; ils sont recouverts par un repli membraneux, qui forme au-dessus d'eux une sorte de capuchon (d'où le nom de *Stéganophthalmes*).

5° Les produits génitaux, quoique toujours formés aux dépens de l'endoderme des canaux gastro-vasculaires, font saillie dans des cavités spéciales de la sous-ombrelle (fig. 105, *d*) et s'échappent, par déhiscence de la paroi, directement au dehors (*e*) (*Phanérocarpes*).

Ces caractères contrastent, on le voit, d'une façon frappante avec ceux des Craspédotes ; mais ils ne sont entièrement réalisés que dans les représentants les plus élevés du groupe : les DISCOPHORES.

Le groupe des MÉDUSES CHARYBDÉIDES (2) établit entre les deux types une transition intéressante (fig. 102).

Ce sont des Méduses en forme de poche profonde, accusant une

(1) HÆCKEL, *System der Medusen*, Jena, 1879. — *Deep sea Medusæ*. Challenger Reports, 1882.

(2) CLAUS, *Charybdea marsupialis*. Arb. Wien, t. I, 1878.

symétrie quadriradiée tellement prononcée, que l'animal entier prend la forme d'un cube, d'où le nom de *Cuboméduses* donné par Hæckel à un des groupes qu'elles renferment. Elles sont nettement Stéganophthalmes par la constitution de leurs corpuscules marginaux (*C*), recouverts par un capuchon. Ils sont au nombre de quatre, placés sur le milieu de chaque face, et chacun d'eux comprend un sac à otolithes, deux gros yeux médians impairs et quatre petits yeux latéraux.

Mais il existe un velum comparable à celui des *Craspédotes*. Toutefois, il est à remarquer qu'il est sillonné de vaisseaux, ce qui n'arrive jamais chez ces dernières. Ce caractère en fait un intermédiaire remarquable entre le velum des *Craspédotes* et les lobes marginaux des *Acalèphes*.

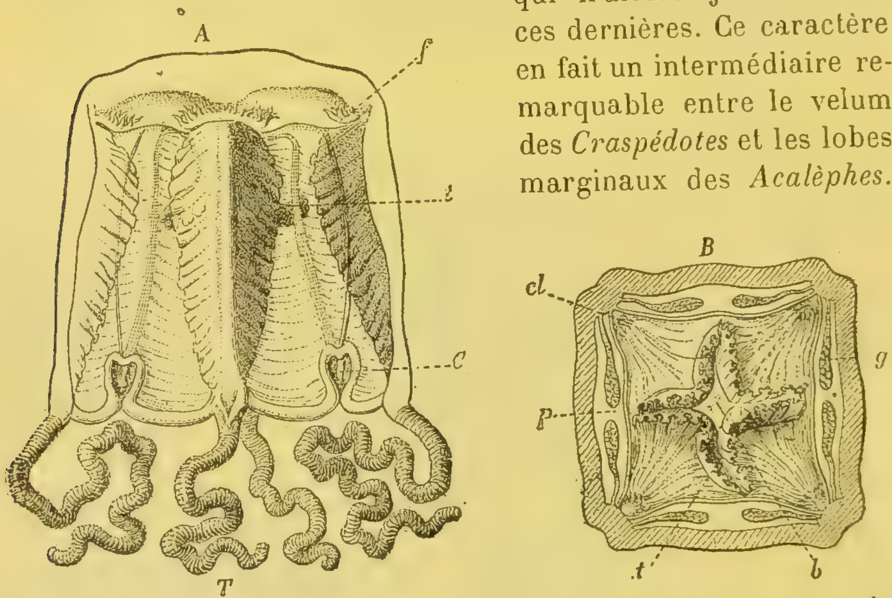


Fig. 102. — *Charybdea marsupialis*, Pér. — *t*, tentacules buccaux ; T, tentacules marginaux ; *f*, filaments gastriques ; C, corpuscules sensoriels. — B, la même coupée transversalement : *b*, bouche ; *t*, bras buccaux ; *p*, poches gastro-vasculaires ; *cl*, cloisons de séparation (sur les mêmes rayons se voient en projection les filaments gastriques) ; *g*, organes génitaux (Hæckel).

Le manubrium inclus dans l'ombrelle porte à son extrémité la bouche, munie à ses angles de quatre bras (fig. 102 A et B, *t*), situés dans les plans médians des quatre faces de l'ombrelle. L'atrium, placé au sommet de l'ombrelle, communique par des fentes transversales munies de valvules avec quatre larges poches (fig. 102 B, *p*) disposées sur les quatre côtés de la cloche, et séparées seulement par quatre minces cloisons correspondant aux angles de l'ombrelle. Ce sont en réalité quatre canaux gastro-vasculaires prodigieusement dilatés, comme cela se passait déjà chez les *Æginides*.

Les tentacules (T) sont au nombre de quatre, placés aux quatre angles, correspondant par conséquent aux cloisons.

Le système nerveux est formé comme chez les Craspédotes par un nerf annulaire tout à fait net.

Enfin les organes sexuels se présentent également avec des caractères qui rappellent ceux des Hydroïdes. Ils se trouvent dans les poches gastro-vasculaires, attachés deux par deux aux quatre cloisons (fig. 102 B, *g*).

On voit donc en résumé que c'est là un véritable groupe de passage présentant des caractères intermédiaires entre ceux des deux types fondamentaux.

LUCERNAIRES. — Au groupe des Charybdéides s'en rattache un autre, celui des LUCERNAIRES, formé de Méduses dont le caractère essentiel est d'être fixées par leur pôle aboral. A cet effet, l'ombrelle se prolonge en une sorte de tube fermé à son extrémité, et c'est là le pied par où l'animal se fixe aux corps environnants ; la bouche carrée, portée au sommet d'un manubrium quadrangulaire, est dirigée vers le haut. L'animal a dès lors la forme d'une coupe en entonnoir.

L'appareil gastro-vasculaire est identique à celui des Charybdéides. L'atrium communique en effet avec quatre poches séparées par de minces cloisons.

Les quatre tentacules des Cuboméduses sont remplacés par huit prolongements coniques (1), deux pour chaque poche gastrique, et chacun de ces prolongements est couvert de papilles terminées par une tête arrondie.

Les follicules génitaux se trouvent dans les poches gastriques. Dans chacune, ils se présentent sous la forme d'un V, dont le sommet est tourné vers le centre de l'ombrelle, et sont attachés à la paroi sous-ombrellaire de la poche.

Les corpuscules marginaux sont tout à fait rudimentaires et sont remplacés par huit papilles creuses placées entre les groupes de tentacules, c'est-à-dire dans les rayons qui correspondent aux bras buccaux et aux cloisons. C'est précisément la position qu'ils affectent toujours chez les Acalèphes typiques.

DÉVELOPPEMENT DES DISCOMÉDUSES. — Les faits qui précèdent vont nous permettre de comprendre l'évolution des DISCOMÉDUSES, les représentants les plus élevés du groupe.

A de rares exceptions près (*Pélagiidés*), leur développement n'est pas direct. Le développement de l'œuf aboutit à la formation d'un organisme particulier, le *Scyphistome* (fig. 103, 1).

Il a l'apparence extérieure d'un polype, fixé par son pôle aboral ;

(1) Les rayons des tentacules buccaux alternent avec ceux des cloisons et chaque groupe de tentacules capités est compris entre un tentacule buccal et une cloison.

la bouche large et de forme carrée se trouve au sommet d'une éminence conique; tout autour sont disposés seize longs tentacules : quatre correspondent aux côtés de la bouche (ce sont les tentacules primaires, les premiers apparus; ils correspondent aux quatre tentacules des Charybdéides); quatre tentacules secondaires, les seconds formés, sont situés dans les mêmes plans que les angles buccaux; enfin huit tentacules tertiaires sont placés entre les précédents. On a longtemps pris cet être pour un Polype hydraire, et, comme il donne naissance aux Méduses, on considérait encore le cycle

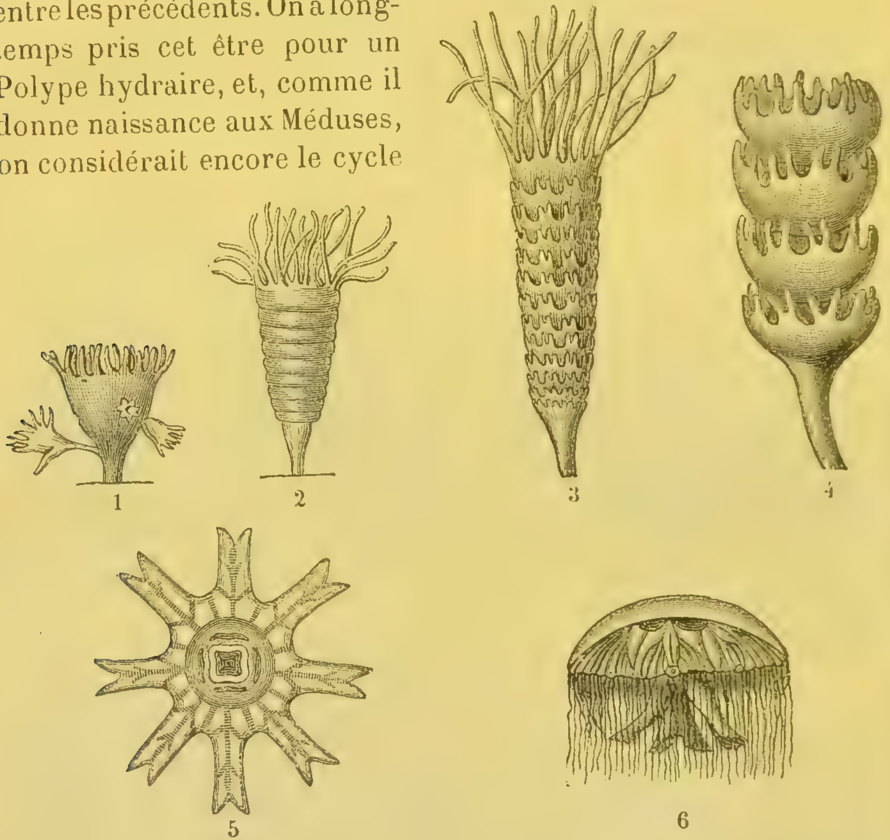


Fig. 103. — Développement de l'*Aurelia aurita*, Lmk. — 1, Scyphistome, avec des bourgeons en voie de développement; 2, formation du Strobile; 3, développement des segments successifs; 4, Strobile où il ne reste plus que quatre segments; 5, *Ephyra*, à l'état de liberté; 6, la Méduse adulte (Sars).

évolutif des Discoméduses comme présentant deux générations alternantes : une génération polypoïde asexuée, une génération médusoïde sexuée. Mais l'interprétation doit en réalité être tout autre.

Si on examine en effet la cavité gastro-vasculaire, on voit qu'elle est divisée par des cloisons incomplètes, correspondant aux tentacules primaires, en quatre poches latérales, communiquant largement avec la cavité centrale. C'est une disposition qui rappelle nettement celle que nous avons observée chez les Lucernaires. L'appareil gastro-vasculaire des deux types est

construit sur le même plan, et on est autorisé à considérer le Scyphistome comme une Méduse fixée, dont la sous-ombrelle se serait soulevée de façon à élargir les poches gastro-vasculaires. Dans ces conditions, s'il y a deux générations dans le cycle évolutif, elles n'alternent pas dans le sens indiqué plus haut (1).

Le Scyphistome peut donner naissance à des stolons qui produisent d'autres Scyphistomes semblables. Ce n'est qu'à la fin de l'automne, que le Scyphistome continue son développement en se transformant en *Strobile*.

Un sillon apparaît au-dessous du cercle de tentacules, et sépare, du corps du Scyphistome, un disque terminal qui lui reste attaché par un pédoncule central. Au-dessous, le Scyphistome se reforme par la production d'une nouvelle couronne de tentacules. Mais le même fait se renouvelle, et bientôt le Scyphistome se trouve divisé en segments empilés; c'est alors qu'on lui donne le nom de *Strobile* (fig. 103, 2, 3). Bientôt, sur le bord de chacun des segments, se forment huit lobes bifides, embrassant par leurs deux moitiés chacun des tentacules de premier et de second ordre ; ces tentacules se réduisent et finalement se transforment en corpuscules marginaux sensoriels; les huit tentacules tertiaires disparaissent complètement. Chacun des segments s'est alors transformé en une petite méduse, dont l'ombrelle est divisée en huit lobes bifides, portant chacun un organe sensoriel; leur manubrium est attaché à la face dorsale de la méduse immédiatement supérieure (fig. 103, 4). Bientôt, la séparation se produit et les méduses, auxquelles on donne nom d'*Ephyra*, vont nager librement et individuellement (fig. 103, 5). Chacune d'elles possède quatre poches gastriques, restes des poches du Scyphistome.

L'*Ephyra* peut garder sa forme originelle (*Nausithoë*). Mais le plus souvent, elle se modifie peu à peu profondément, acquiert des organes génitaux, et se transforme en une Méduse Discophore (fig. 103, 6). C'est sous cette forme adulte qu'il nous reste maintenant à l'étudier.

Nous connaissons déjà ses caractères essentiels. Il nous suffit d'indiquer les quelques variations importantes que subit le plan général.

Anatomie comparée des Discoméduses. — L'ombrelle est aplatie et discoïde, de sorte que l'animal n'a plus la forme d'une cloche, mais d'un champignon.

(1) Quelques types paraissent rester définitivement, pendant toute leur existence, à un stade très analogue au Scyphistome. C'est le cas notamment de la *Lipekea Ruspoliana*, étudiée par C. Vogt (Inst. nat. génevois, t. XVIII, 1887), et de la *Cassiopea polypoïdes* (Keller, Z. W. Z., t. XXXVIII, 1883).

On retrouve le plus souvent la symétrie octoradiée, si nettement accusée chez les *Ephyra*. Souvent, en effet, le bord de l'ombrelle est divisé en huit lobes, séparés par les corpuscules marginaux ; ils peuvent se ramener aux huit paires de lobes de l'*Ephyra*. Dans certains cas, ces huit lobes fondamentaux se subdivisent eux-mêmes et il en résulte un accroissement du nombre des lobes du disque. Les corpuscules marginaux peuvent alors être aussi plus nombreux.

Un *velum* continu n'existe jamais chez les Discoméduses. On peut considérer comme le représentant un repli marginal, inter-



Fig. 104. — Vue d'*Aurelia aurita*, Lmk. par le pôle oral. — I, rayons principaux ; II, rayons secondaires ; III, rayons tentaculaires ; *a*, bras buccaux ; *b*, bouche ; *c*, corpuscules marginaux ; *d*, glandes génitales ; *e*, ouvertures des poches sous-génitales ; *f*, canaux angulaires ; *g*, canaux génitaux ; *h*, leurs branches ; *i*, canaux intermédiaires ; *k*, canal circulaire marginal ; *l*, tentacules marginaux ; *m*, canaux récurrents ; *o*, cavité de l'atrium.

rompu au niveau des corpuscules. Parfois ce repli est assez large, mais il diffère toujours du velum des Craspédotes, d'abord par sa discontinuité et surtout par la présence de dépendances de l'appareil gastro-vasculaire à son intérieur.

Les *tentacules marginaux* ne manquent que chez les *Rhizostomes*. Dans tous les autres cas, il en existe sur tout le tour de l'ombrelle. Leur nombre primitif est de 8 ; mais ils restent rarement réduits à ce chiffre. Ils sont en général nombreux et peuvent atteindre le chiffre de 48. Ils le dépassent même chez les *Aurelia*, où les tentacules, courts et minces, forment une frange, interrompue seulement au niveau des corpuscules sensoriels (fig. 103, 6).

Sauf chez les *Éphyridés*, qui ont gardé leurs caractères em-

bryonnaires, les tentacules sont creusés d'un canal communiquant avec l'appareil gastro-vasculaire. Ils peuvent naître à une distance variable de la circonférence extrême de l'ombrelle. Ils sont très contractiles, grâce à la présence de nombreuses fibres musculaires entre-croisées, qui les contractent en tire-bouchons.

Le manubrium, en général très court, se prolonge, sauf chez les *Éphyridés*, par quatre bras larges et plissés. Ils sont creusés en leur milieu d'une gouttière qui s'étend dans toute la longueur, et donne à la bouche la forme d'une croix ou d'un carré.

Dans le groupe des *Rhizostomes*, les bras se divisent de très

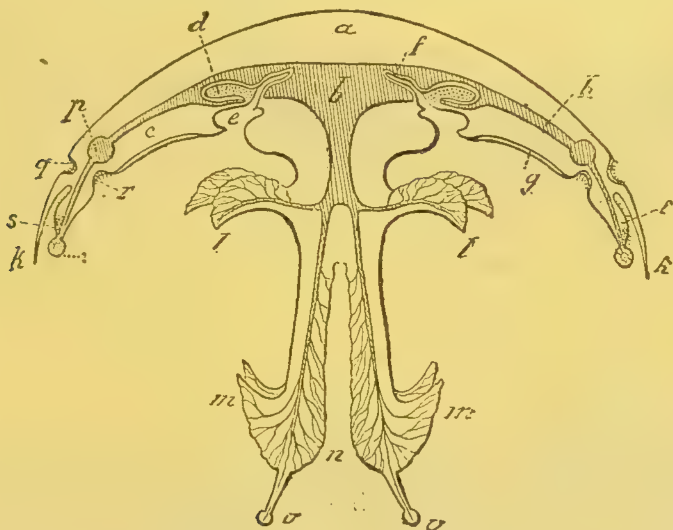


Fig. 105. — Coupe axiale schématique d'un Rhizostome : *a*, mésoglée de l'ombrelle ; *b*, atrium ; *c*, mésoglée de la sous-ombrelle ; *d*, glande génitale ; *e*, poche sous-génitale ; *f*, filaments gastriques ; *g*, exoderme sous-ombrellaire ; *h*, canaux radiaires ; *i*, corpuscule marginal ; *k*, capuchon *l*, plis supérieurs ; *m*, plis dorsaux, et *n*, plis centraux des bras ; *o*, extrémité des bras ; *p*, canal circulaire ; *q*, *r*, fossettes ciliées sensorielles ; *s*, tache oculaire ; *t*, tige du corpuscule.

bonne heure, et la bouche est entourée de huit tentacules, eux-mêmes creusés en gouttière, et bordés de replis frisés transversaux, à droite et à gauche de la gouttière. Ces replis s'accroissent peu à peu et finissent par se souder, en laissant entre eux une multitude de petits canaux. Ceux-ci s'ouvrent d'une part à l'extérieur, de l'autre dans un *canal tentaculaire*, occupant le milieu du tentacule, et représentant l'ancienne gouttière. La bouche se ferme alors, et l'appareil gastro-vasculaire ne communique plus avec l'extérieur que par l'intermédiaire des canaux tentaculaires et des petits canaux à entonnoirs qui y aboutissent.

Le tube œsophagien du manubrium aboutit dans un atrium de section quadrangulaire. Sur sa paroi sous-ombrellaire sont attachés des filaments caractéristiques, les *filaments gastriques*. Ce

sont des organes vermiformes, mobiles, simples ou ramifiés, et disposés en quatre groupes compris dans l'intervalle des rayons principaux, alternant par conséquent avec ceux-ci. Chaque groupe renferme plusieurs filaments, disposés sur un ou plusieurs rangs, dans le voisinage des organes génitaux. Ils semblent jouer un rôle sécréteur.

De l'atrium partent les *canaux gastro-vasculaires*, dont la disposition est assez variable. Chez les *Ulmariidés* (*Aurelia*, etc.), ils sont nombreux et étroits (fig. 104) ; ils constituent : 1° 4 *canaux angulaires* (*f*) situés dans les rayons correspondant aux angles de l'orifice buccal, ou, ce qui revient au même, aux tentacules buccaux (*rayons principaux*) (I) ; 2° 4 *canaux génitaux* (*g*), dans les rayons bissecteurs des précédents (*rayons secondaires*) (II) ; ils correspondent, comme les précédents, à des corpuscules marginaux (*c*) ; 3° 8 *canaux intermédiaires* (*i*) situés dans les *rayons tentaculaires* (III), c'est-à-dire suivant la bissectrice des 8 angles formés par les rayons précédents. Ces derniers canaux sont toujours simples, tandis que les premiers donnent des branches (*h*), qui vont vers le bord de l'ombrelle, en se ramifiant elles-mêmes de plus en plus. Tous ces canaux aboutissent à un canal circulaire commun, qui court sur le bord de l'ombrelle.

Dans les *Pélagiidés* et les *Cyanéidés*, les canaux sont remplacés par de larges poches radiales (de 16 à 32), dont chacune se prolonge en 2 poches dans les lobes du bord de l'ombrelle ; chez les *Cyanéidés*, de nombreux canaux étroits et ramifiés partent de l'extrémité de ces poches, et vont se terminer en cœcum, au bord de l'ombrelle.

Dans ce second type d'appareil gastro-vasculaire, il n'existe pas de canal circulaire marginal.

Le genre *Aurelia* présente une particularité remarquable, et unique parmi les Acalèphes. Les extrémités des canaux radiaires s'ouvrent sur le bord de l'ombrelle par des ouvertures, qui doivent fonctionner comme des ouvertures anales. Il est bon de rappeler qu'un fait analogue se produit dans les Leptoméduses. Faut-il voir dans ce fait une preuve de la théorie polymérique des Méduses ? Cela est peu probable, et ces orifices si exceptionnels semblent avoir une origine secondaire.

Le système nerveux ne présente pas la continuité que nous avons reconnue chez les Craspédotes et les Cuboméduses. Les centres nerveux semblent séparés les uns des autres, sans aucune commissure ; ils sont placés au bord de l'ombrelle, à la base des corpuscules marginaux et dans leur pédoncule. Il y en a donc généralement 8, quelquefois 12 ou 16. Ce sont des épaissis-

sements ectodermiques, limités quelquefois à la face ventrale des corpuscules. On n'y observe que des cellules neuro-épithéliales, et des fibrilles nerveuses, sans aucune cellule ganglionnaire. C'est certainement là une forme très inférieure au type des Craspédotes; mais, d'après les frères Hertwig, les deux formes

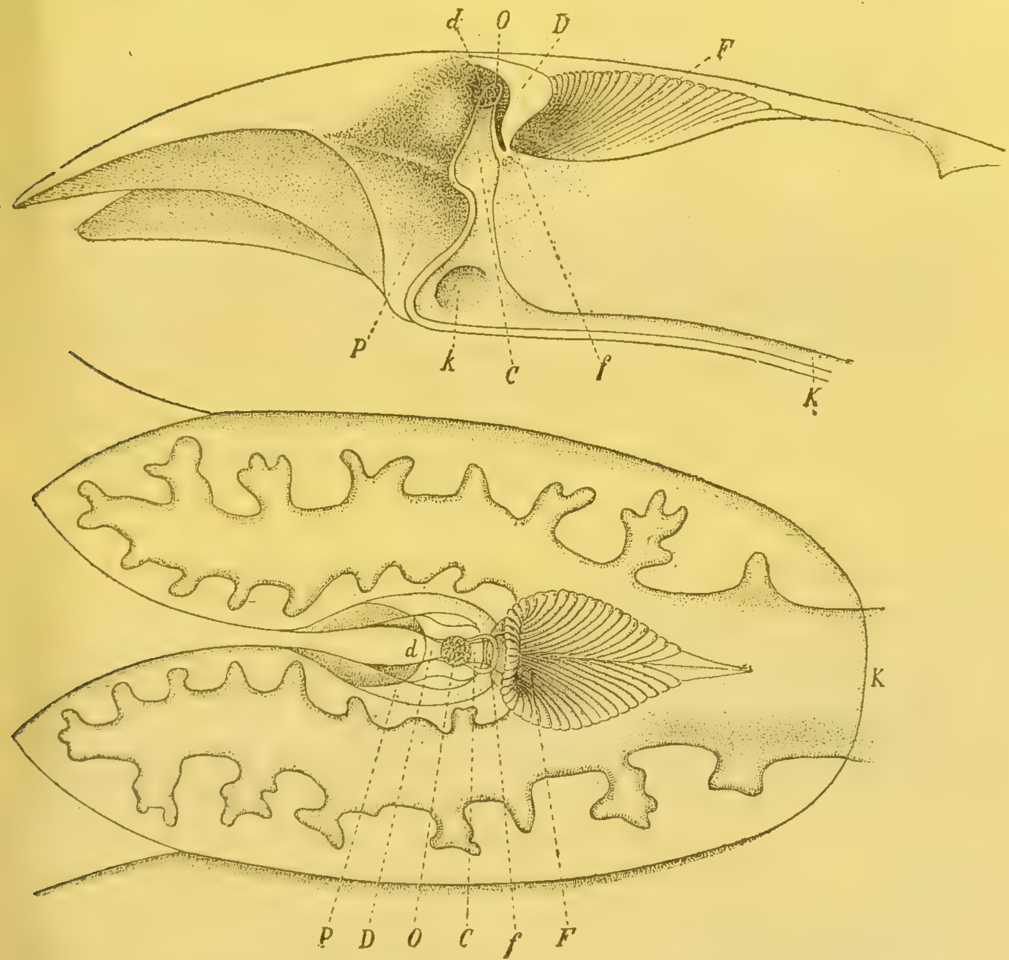


Fig. 106. — Organe sensoriel du bord de l'ombrelle d'une Méduse Acalèphe (*Crambessa mosaïca*, Lend.), vu en coupe optique dans la figure supérieure, vu d'en haut dans la figure inférieure. — K, canal gastro-vasculaire; *k*, sa bifurcation; C, terminaison du canal dans le corpuscule; O, prétendue otolithe; F, fossette olfactive; *f*, fond de la fossette arrivant presque au contact du centre nerveux; D, capuchon recouvrant l'organe; *d*, son bord antérieur; *p*, lobes de l'ombrelle (Lendenfeld).

n'ont aucune filiation directe de l'une à l'autre. Elles doivent sans doute dériver d'un type commun, indifférent, mais ce type n'est pas forcément un type médusaire.

Les *corpuscules marginaux* sont construits chez toutes les Acraspèdes sur un type identique (fig. 106). La portion principale de ces corpuscules est un organe ayant la forme d'un

tentacule, rappelant celle des corbeilles auditives des Trachyméduses. L'organe est creusé à son intérieur d'une cavité dépendant de l'appareil gastro-vasculaire (*c*), et limitée par un revêtement endodermique. Au sommet, l'endoderme s'épaissit en un massif de cellules nucléées, contenant des concrétions, et qu'on considère souvent comme des cellules auditives (*O*). En réalité rien ne prouve cette fonction, dont le mécanisme, étant donnée la structure de l'organe, est difficilement explicable. L'ectoderme qui revêt ce tentacule est aplati au sommet, mais cylindrique sur toutes les parois, on y distingue de nombreuses cellules neuro-épithéliales en connexion avec le centre nerveux voisin.

A la base de l'organe et sur sa face dorsale, se trouve souvent un *ocelle*, réduit à un amas de pigment. Dans quelques cas (*Nausithoë*, *Aurelia*, *Charybdea*), il se complique et présente comme chez la *Lizzia* un cristallin cuticulaire.

Ce corpuscule est en général recouvert, comme d'un capuchon, par un lobe de l'ombrelle (*D*), quelquefois de grande dimension, et fréquemment bilobé. Ce caractère, tout à fait caractéristique du groupe, a fait donner aux Acraspèdes le nom de *Stéganophthalmes*.

Au-dessus de ce repli, la paroi de l'ombrelle se trouve fréquemment déprimée par une fossette ciliée, quelquefois ornée de côtes, et qu'on considère comme destinée à apprécier les qualités de l'eau ambiante. C'est donc un organe *olfactif* ou *gustatif*. Son extrémité (*f*) est presque en contact avec le centre nerveux.

Les sexes sont séparés, sauf chez les *Chrysaora*. Les *produits génitaux* se forment aux dépens de l'endoderme, dans les rayons de second ordre. Leur ensemble constitue des rubans froncés et pelotonnés, ayant généralement la forme d'un fer à cheval, dont la cavité est tournée vers le centre. Au-dessous d'eux, se forment, par amincissement du mésoderme, des poches spéciales; elles sont produites par des invaginations de la sous-ombrelle, et sont tapissées par l'exoderme. Chacune d'elles communique directement avec l'extérieur par un large orifice, qui donne à l'eau de mer un accès facile (fig. 104, *e*). Les rubans génitaux font saillie dans ces poches, et on a considéré longtemps ceux-ci comme se formant dans les *poches sous-génitales*. Il n'en est rien ; une mince couche de mésoderme les en sépare (fig. 105, *e*). Les produits génitaux s'échappent à la maturité par déhiscence, soit dans les cavités sous-génitales, soit plus souvent dans l'estomac.

Dans les *Crambessidés* et les *Versuridés*, les 4 poches sous-génitales se réunissent en une seule poche centrale, placée dans l'axe de la méduse.

Reproduction asexuée des Méduses. — Les Méduses, au sens le plus général du mot, ne se reproduisent pas seulement par fécondation ; on a observé la scissiparité chez un certain nombre d'entre elles : le *Stomachium mirabile*, le *Phialidium variabile* et le *Gastroblasta Raffaëli* qui appartiennent aux *Leptoméduses*. On a constaté d'autre part qu'à la suite de mutilations, une Méduse pouvait se reconstituer entièrement, pourvu que le fragment contienne un canal gastro-vasculaire. Il est en effet nécessaire que les trois feuillets soient représentés dans le fragment en voie de rédintégration. Dans ces conditions, il se reforme une Méduse complète.

Mais le mode de reproduction asexuelle le plus fréquent est celui du bourgeonnement, très répandu surtout chez les Anthoméduses. Les bourgeons se forment sur le manubrium, sur les tentacules, sur les différentes parties de l'appareil gastro-vasculaire. Ces bourgeons donnent toujours naissance à d'autres Méduses.

Plusieurs générations peuvent ainsi se former simultanément et rester unies de façon à constituer une colonie complexe flottante, présentant quelquefois un grand nombre d'individus. Bien qu'ils constituent un groupe bien autonome, c'est à de semblables colonies qu'il faut rattacher les Siphonophores.

§ 4. — *Siphonophores* (1).

Anatomie comparée des Siphonophores. — On peut en effet considérer un *Siphonophore* comme dérivant d'une *Méduse Craspédote* libre, qui, par un bourgeonnement continu, aurait produit toute une colonie d'individus restés attachés à l'individu primitif, lui-même plus ou moins modifié.

Comme chez les *Hydraires*, les individus d'une même colonie manifestent un polymorphisme, qui est parfois poussé très loin (fig. 107). 1° Les individus typiques sont les *gastrozoïdes*, les *siphons* des anciens auteurs, dont la bouche dépourvue de tentacules est garnie d'une couronne de cnidoblastes. Ce sont, avec les gonozoïdes, les seuls qui existent partout. Chez les *Rhizophysa*, ce sont les deux seules formes présentes.

2° D'autres individus, les *tentacules*, comparables aux *dactylozoïdes* des Hydraires, sont dépourvus de bouche, et garnis à leur extrémité d'une batterie de nématocystes. Ils ne manquent que chez les *Calycophorides* et chez les *Rhizophysa*.

(1) Gegenbaur, Z. W. Z., t. V, 1853. — Koelliker, *Die Siphonophoren von Messina*, Leipzig, 1853. — Hæckel, Challenger Reports, 1888.

Gastrozoïdes et dactylozoïdes sont généralement pourvus d'un long *filament pêcheur*, simple ou ramifié, dont toutes les branches sont terminées par une forte batterie de cnidoblastes. Ces filaments pêcheurs sont remarquablement développés chez les *Physalies*, où ils atteignent parfois la longueur de plusieurs pieds. Ils sont creux et portent, sur l'une de leurs faces, de petites éminences réniformes, garnies de puissants nématocystes qui en font des organes de défense très actifs.

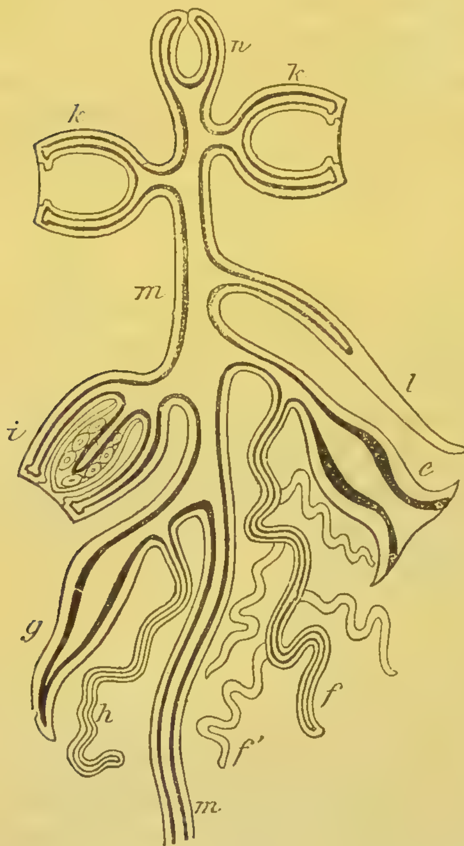


Fig. 107. — Schéma d'un Siphonophore : *e*, gastrozoïde ; *f*, filament pêcheur du gastrozoïde, et ses appendices, *f'* ; *g*, tentacule et son filament pêcheur, *h* ; *i*, gonophore médusoïde ; *l*, écaille protectrice (quart de méduse) ; *m*, cœnosarc ; *n*, pneumatophore.

3° Dans un grand nombre de familles (*Apolemiidés*, *Agalmidés*, *Athoribyidés*, *Monophyidés*, *Diphyidés*), existe une troisième espèce d'individus. Ce sont les *bractées* (*l*), individus protecteurs attachés le plus souvent à la base des polypes. Ils sont formés par une lame mésodermique recouverte d'ectoderme, et creusée en son milieu d'un canal tapissé d'endoderme. On peut comparer ces bractées à des fragments d'une Méduse dissociée. Cela s'explique facilement, si on adopte la théorie de la constitution coloniale des Méduses. L'ombrelle d'une Méduse étant formée par la réunion de quatre individus, il est aisé de concevoir que ces quatre individus puissent rester séparés ; ils sont, dans ce cas, identiques aux bractées des Siphonophores, qui représentent des quarts de Méduses.

4° C'est également au type Méduse que se rattachent les *vésicules natatoires*, qui servent de flotteurs à la colonie, lui permettent de se soutenir dans l'eau et d'effectuer des mouvements. Ces organes manquent aux Vélelles, aux Physalies, et, parmi les Physophorides, aux *Athorybia*. Dans ce dernier genre, elles sont remplacées par une couronne de bractées. Ce sont de simples

cloches, dont l'ouverture est munie d'un velum, et qui ne diffèrent d'une Méduse que par l'absence de bouche, de manubrium et de tentacules. Elles sont très répandues chez les *Calycophorides* et les *Physophorides*. Chez les premières, il en existe

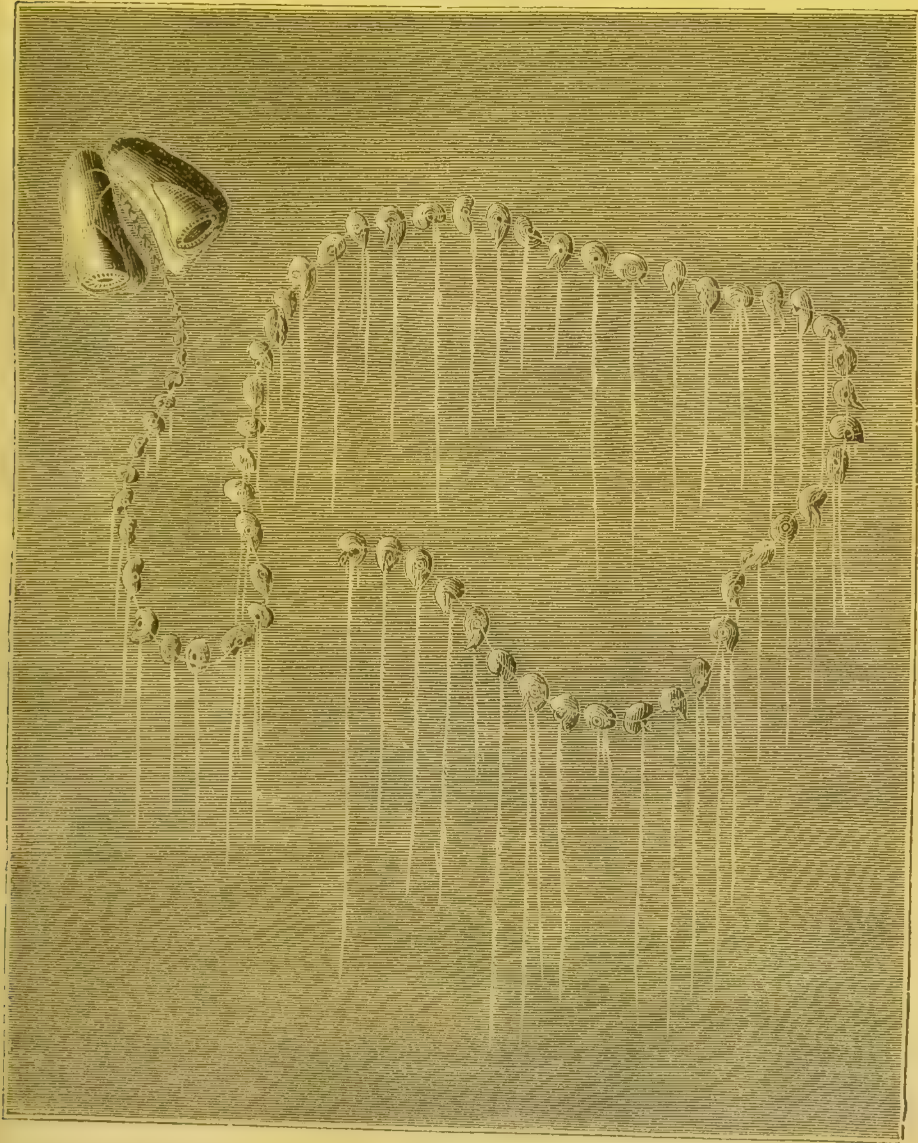


Fig. 108. — *Praya Diphyes* (C. Vogt).

une (*Monophyes*), deux (*Diphyes*) (fig. 108), ou un plus grand nombre, placées en deux séries (*Hippopodius*).

Elles sont généralement plus nombreuses chez les *Physophorides*, où elles forment deux ou plusieurs rangées. Presque toujours, elles se localisent à l'extrémité supérieure de la tige de la colonie.

5° Enfin les *individus reproducteurs* sont encore des méduses modifiées. Ils peuvent même arriver au stade de méduse complète, et se séparer de la colonie pour vivre d'une vie indépendante. C'est le cas des *Discoïdes* (1), et sans doute aussi des gonozoïdes femelles des *Physalies*. Dans tous les autres cas, les gonozoïdes restent à l'état de méduses incomplètes, conservent leurs quatre canaux gastro-vasculaires et leur canal marginal, leur velum, et leur manubrium. C'est dans ce dernier, dépourvu de bouche, que sont logés les produits sexuels.

Les colonies de Siphonophores ont en général des gonozoïdes de l'un et de l'autre sexe. Ce n'est que dans ces cas assez rares qu'elles sont dioïques (*Apolemia uvaria*, *Abyla pentagona* et plusieurs *Diphyes*).

Cœnosarc des Siphonophores. — Tous ces différents individus sont réunis par un cœnosarc commun.

Hæckel a montré que ce cœnosarc est en réalité le représentant de la méduse mère, sur laquelle a bourgeonné toute la colonie. Le disque de cette Méduse est encore visible à la partie supérieure de la tige (fig. 107, *n*). On y distingue encore huit poches (quelquefois 4 ou 16), en continuité avec la cavité de la tige, et représentant les canaux gastro-vasculaires primitifs. Au-dessus d'elles, la masse mésodermique de l'ombrelle s'est creusée d'une cavité pleine d'air, le *pneumatophore*, en communication avec l'extérieur par un orifice placé à sa partie supérieure et qui sert de flotteur. Il manque chez les Calycophorides, où la méduse mère disparaît de bonne heure. Chez les Physophorides (fig. 109), le pneumatophore est petit et plus ou moins globulaire. Mais dans les deux autres groupes, il est extrêmement développé. Il occupe tout l'intérieur du cœnosarc des Physalies (fig. 110). Enfin chez les Discoïdes, il est formé par une série de chambres concentriques, à parois chitineuses, s'ouvrant par des pores à la face supérieure du disque.

Le bourgeonnement aux dépens de cette Méduse primitive peut se faire de deux façons distinctes.

Dans un premier groupe de Siphonophores, les Siphonanthes d'Hæckel, les bourgeons naissent tous sur le manubrium ; tandis que le disque médusaire, par une régression remarquable, devient le pneumatophore ou même disparaît (Calycophorides), le manubrium s'allonge démesurément et constitue la tige de la colonie. Quelquefois sa bouche reste ouverte à l'extrémité, mais en général elle se ferme.

(1) La Méduse des Vélelles est la *Chrysomitra striata* ; elle ne possède qu'un tentacule, et se rapproche sous beaucoup de rapports des Anthoméduses.

Quand la tige est ainsi allongée, il arrive en général que les individus se disposent sur elle en groupes séparés les uns des autres, et tous semblables entre eux. Parfois, ces groupes (*cormidium*) peuvent se séparer de la colonie, et vivre indépendants ; on les avait considérés comme des espèces particulières, et rangés dans les genres *Eudoxia*, *Ersæa*. Ils sont chargés de la dissémination de l'espèce.

Cette forme type se modifie peu à peu par la réduction en longueur du manubrium.

Chez les *Physophores*, la portion tubulaire ne porte latéralement que les vé-



Fig. 109. — *Physophora disticha*, Forsk.

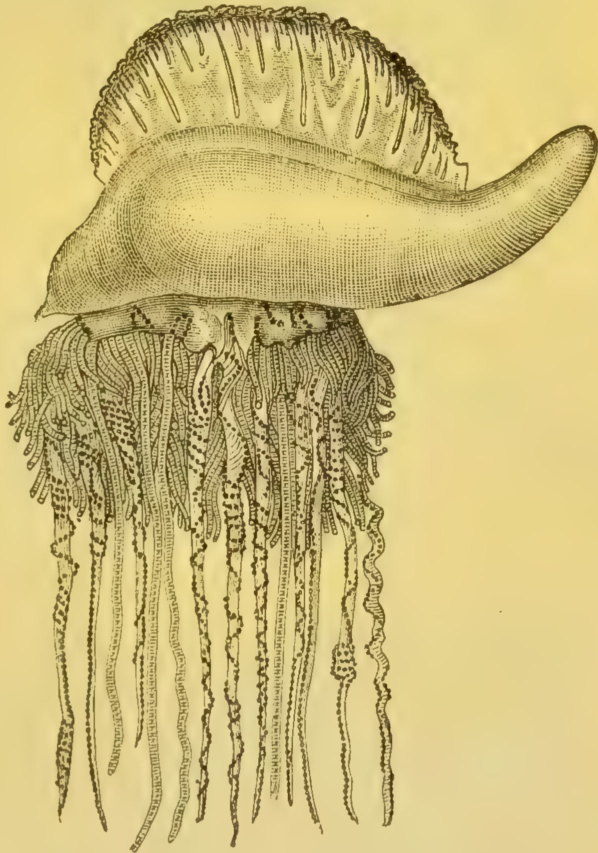


Fig. 110. — *Physalia pelagica*, avec ses filaments pêcheurs, couverts de cnidoblastes (Lesson).

sicules natatoires ; à sa partie inférieure, le tube se renfle en une vésicule sur laquelle viennent s'attacher tous les autres individus de la colonie, disposés sans ordre.

Enfin chez les *Physalies* le cœnosarc se réduit au disque de la méduse mère ; c'est une longue vésicule ayant à peu près la

forme d'un tricorne, et presque remplie d'air. Elle porte les individus attachés à sa face inférieure.

Dans le second type de Siphonophores, les Disconanthes, la gemmation se fait aux dépens de la sous-ombrelle. Le cœnosarc se réduit à l'ombrelle de la Méduse, contenant un pneumatophore compliqué.

Chez les *Porpites*, il a la forme d'un simple disque circulaire, hyalin, cartilagineux, portant à sa partie inférieure les divers polypes. Chez les *Vélelles*, le disque est ovale, avec une crête verticale placée en diagonale.

Sur les bords du disque médusaire persistent de nombreux tentacules. Au centre se trouve le manubrium, constituant le *siphon principal* des anciens auteurs. Au lieu de l'estomac primitif, se trouve un système de canaux anastomosés, avec lequel communiquent également les cavités cœlentériques de tous les individus. Ceux-ci sont disposés sans ordre autour du manubrium ; il n'existe ni bractées ni cloches natatoires.

Les colonies de Siphonophores peuvent atteindre des longueurs considérables ; l'*Apolemia uvaria* peut dépasser 10 mètres de long. Comme la plupart des animaux pélagiques, les Siphonophores sont parfaitement hyalins. Quelques-uns sont cependant colorés ; les Porpites et les Vélelles sont d'un bleu verdâtre, les Physalies brillent des plus vives couleurs.

§ 5. — *Constitution des Coralliaires.*

Les Coralliaires (1) vivent soit à l'état isolé, soit au contraire en colonies nombreuses, présentant les formes les plus diverses, et soutenues en général par un squelette calcaire que l'on nomme *polypier*.

Type général du polype coralliaire. — Les divers individus qui constituent ces colonies, les *polypes coralliaires*, sont construits sur un type commun bien caractérisé. Ce type, peu différent au premier abord de celui des polypes hydraires, s'en distingue, quand on l'examine avec attention, par des caractères d'une grande importance. Le corps a la forme d'un sac cylindrique, présentant au centre de sa face supérieure une ouverture entourée de tentacules. Cette ouverture est la *bouche*, rarement circulaire, plus généralement en forme de fente allongée. Les deux extrémités sont les *commissures ;* elles déterminent un plan vertical, divisant

(1) Milne Edwards et Haime, *Histoire naturelle des Coralliaires*, Paris, 1857-1860. — Duncan, *Révision des Madréporaires*. J. L. S., t. XVIII, 1885. — O. et R. Hertwig, *Die Actinien*. J. Z., t. XIII, 1879.

tout le Polype en deux moitiés symétriques : c'est donc un plan de *symétrie.*

La membrane annulaire qui s'étend de la bouche à la paroi verticale est le *péristome.* Sur son bord externe, viennent s'insérer les *tentacules,* au nombre de huit chez les *Alcyonaires*, en nombre variable, mais en général multiple de six (ou de quatre) chez les *Zoanthaires.* Dans ce dernier groupe ils peuvent devenir très nombreux, et se disposent alors en plusieurs cycles (voir plus loin).

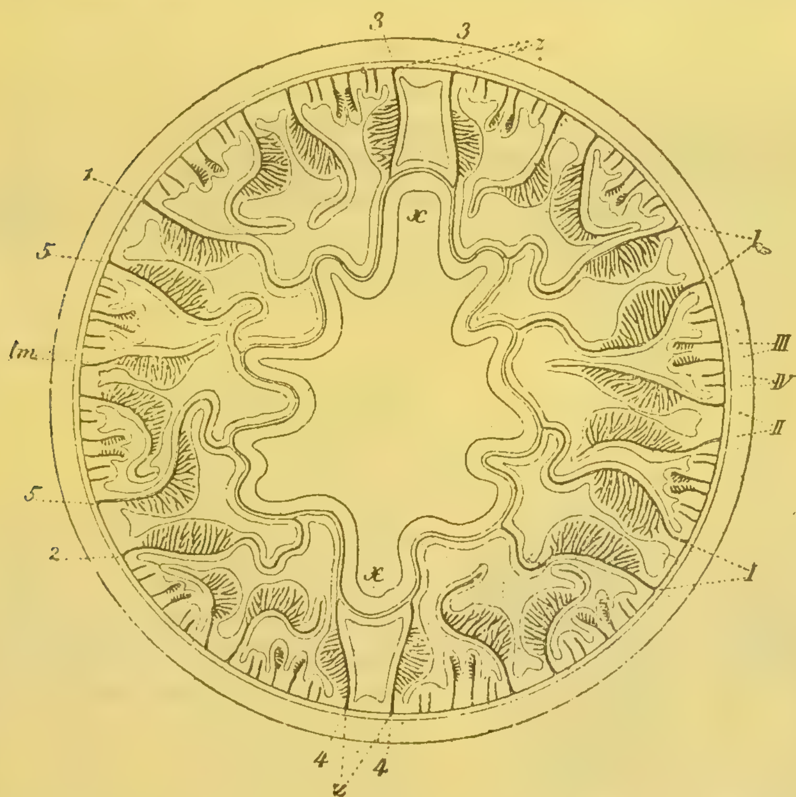


Fig. 111. — Coupe transversale d'*Adamsia diaphana.* — I, septa principaux, complets (atteignant l'œsophage) ; les chiffres arabes indiquent l'ordre d'apparition des septa, d'après Hertwig ; II, III, IV, les trois ordres de septa secondaires ; *lm*, bande musculaire ; *x*, gouttière œsophagienne ; *z*, septa directeurs (O. et R. Hertwig).

A la bouche fait suite le *tube œsophagien,* qui descend verticalement dans la cavité gastrique, mais s'arrête avant d'avoir atteint le plancher de cette cavité, de façon que son bord inférieur est libre.

Septa et loges. — A la paroi latérale, s'attachent (fig. 111), des septa verticaux rayonnants, qui adhèrent aussi en haut à la membrane du péristome, en bas au plancher de la cavité gastrique. Ils s'avancent vers le centre de la cavité : les uns atteignent le tube œsophagien et se soudent avec lui ; ce sont les *septa complets.* Leur bord interne n'est libre que dans la partie inférieure,

où n'arrive pas l'œsophage. Les autres, beaucoup moins constants, n'atteignent pas le tube œsophagien. Ce sont des *septa incomplets*, dont le bord interne est entièrement libre. Ils s'avancent dans la cavité gastrique à une distance plus ou moins grande, en rapport avec leur développement plus ou moins précoce, et peuvent être divisés, comme nous le verrons, en plusieurs ordres. La cavité gastrique est de la sorte divisée, sur tout son pourtour, en un plus ou moins grand nombre de *loges*, disposées comme des loges autour d'une salle de spectacle.

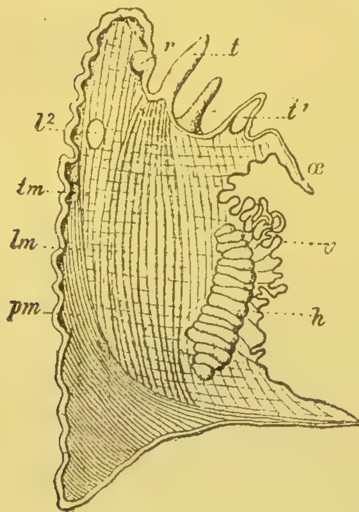


Fig. 112. — Vue d'un septum complet de *Tealia crassicornis*: — *œ*, paroi de l'œsophage; *t*, tentacule; *v*, ourlet mésentérique ; *h*, follicule testiculaire; l_1, orifice septal interne ; l_2, orifice septal externe ; *r*, sphincter ou muscle de Rotteken; *tm*, fibres musculaires transversales; *lm*, fibres du muscle ; *pm*, muscle pariétal (O. et R. Hertwig).

Les septa alternent avec les tentacules; les loges au contraire correspondent à ceux-ci, et chacune d'elles se prolonge dans la cavité du tentacule qui lui est superposé. Les septa complets sont percés, dans leur partie supérieure, d'un ou de deux orifices (fig. 112, *l*); par suite, toutes les loges peuvent communiquer entre elles, disposition qui facilite la circulation, à l'intérieur de la cavitégastrique.

Les septa (fig. 112 et 113) sont constitués par une lamelle mésodermique (*m*), tapissée sur ses deux faces par un endoderme (*en*), où on remarque des cellules ciliées, souvent bourréesde zooxanthelles, des cellules glandulaires, des cellules neuro-épithéliales, et des cellules myo-épithéliales. Ces dernières sont intéressantes à étudier. Les fibres qui forment leur base sont transversales d'un côté du septum, longitudinales de l'autre. Les premières sont peu importantes, les autres au contraire atteignent un grand développement. Sur le côté où elles sont disposées, la membrane mésodermique forme un bourrelet couvert de longs et nombreux replis longitudinaux (*ml*). C'est le long de la surface de ces replis que sont placées les fibres musculaires ; de la sorte, bien qu'elles soient toujours disposées sur une seule couche, leur nombre peut devenir considérable. A l'œil nu, ce *muscle* forme un *ruban* saillant et il sert surtout à la rétraction du tentacule. Le long de la ligne d'attache du septum à la paroi, est un autre bourrelet musculaire, développé cette fois des deux côtés. Il sert à la rétraction du polype tout entier.

Ourlet mésentérique. — Le bord libre du septum présente un épaississement remarquable (fig. 113 B, *e*), qui commence au point où se termine le tube œsophagien et n'atteint pas vers le bas le plancher du polype. C'est le *filament* ou plutôt l'*ourlet* mésentérique. Il est pelotonné sur lui-même au point que, déroulé, il atteindrait une longueur plus grande que celle du polype tout entier. Il est constamment animé de contractions vermiculaires. On peut y distinguer trois bandes, soutenues chacune par un épaississement du mésoderme, ce qui donne à la section transversale du bord du septum l'aspect d'une feuille de trèfle. Les deux bandes latérales, ou *bandes vibratiles*, sont revêtues de cellules ciliées qui mettent en mouvement le liquide de la cavité gastrique. La bande médiane ou *bande digestive* renferme : 1° des *cellules glandulaires*, sécrétant un mucus, qui ne semble pas pourvu d'action digestive ; 2° des *nématocystes* ; 3° des *cel-*

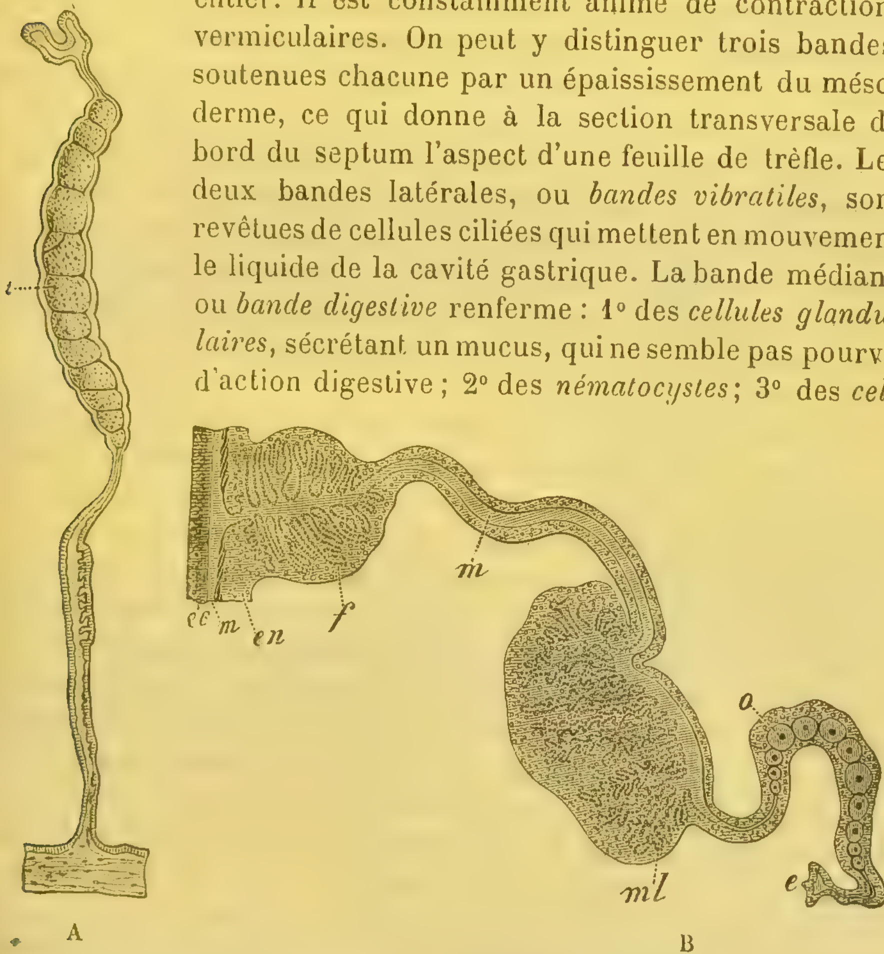


Fig. 113. — Coupes horizontales, A, d'un septum mâle ; B, d'un septum femelle d'*Edwardsia tuberculata*, menées au-dessous de l'œsophage : — *ec*, ectoderme ; *en*, endoderme ; *m*, lamelle mésodermique ; *f*, muscle pariétal ; *ml*, ruban musculaire longitudinal, dont les fibres, en une seule couche, reposent sur un épaississement plissé du mésoderme ; *t*, follicule testiculaire ; *o*, œufs ; *e*, ourlet mésentérique marginal (Hertwig).

lules épithéliales, qui, comme chez l'hydre, émettent des pseudopodes vers les particules alimentaires, et assimilent celles-ci par une digestion intra-cellulaire ; ce sont les véritables cellules digestives ; 4° enfin, des cellules sensorielles, en connexion avec les fibres et les cellules nerveuses sous-jacentes, immédiatement superposées au mésoderme.

Les polypes sont, à quelques exceptions près, très rétractiles, au point de pouvoir, dans les espèces coloniales, se cacher entièrement dans le cœnosarc. La rétraction est effectuée d'abord par le muscle pariétal des septa, puis par des fibres musculaires exodermiques, et par des cellules myo-épithéliales endodermiques répandues dans la paroi latérale. Dans quelques espèces, ces dernières constituent en particulier au sommet de la paroi latérale un *muscle annulaire* ou *muscle de Rotteken*, servant à la rétraction du péristome. Nous avons déjà parlé, à propos des septa, des muscles rétracteurs des tentacules.

Organes génitaux. — Les sexes sont séparés chez tous les Coralliaires ; les polypes sont donc individuellement ou mâles, ou femelles. Si d'autre part on considère les divers polypes d'une même colonie, on constate qu'ils sont presque toujours de sexe identique ; les colonies sont donc aussi unisexuées, et on peut dire que les Coralliaires sont dioïques, dans le sens qu'on attache à ce mot en botanique.

Toutefois, de Lacaze-Duthiers a décrit, dans le Corail, des colonies présentant des individus des deux sexes. On a constaté, d'autre part, qu'une même colonie pouvait être alternativement mâle et femelle. Le seul point bien net est donc que, dans l'immense majorité des cas, et à un moment donné, les colonies sont unisexuées.

Les produits génitaux se forment toujours à l'intérieur des septa, entre le muscle rétracteur des tentacules et l'ourlet marginal (fig. 112 et 113) ; ce ne sont, comme chez les Hydraires, que des cellules entodermiques modifiées. On en a étudié la genèse dans le cas de l'œuf, et on a pu observer comment il dérivait d'une cellule épithéliale, qui émigrait dans la profondeur du mésoderme. Les spermatozoïdes prennent naissance à l'intérieur de grosses cellules, à noyaux volumineux. Au moment où les éléments génitaux se développent, la lame mésodermique se réduit énormément et s'amincit au point de ne former que de minces feuillets, qui séparent les éléments reproducteurs de l'endoderme sous-jacent et des éléments voisins. Ils s'échappent enfin au dehors par déhiscence de la paroi.

Organes de relation. — Il n'existe pas de centres nerveux ni d'organes des sens individualisés chez les Coralliaires. Sur toute l'étendue de l'exoderme et de l'endoderme, sont réparties des cellules neuro-épithéliales ; celles-ci sont en rapport avec des fibrilles nerveuses, qui forment une couche continue, occupant la partie profonde de l'épithélium, et où sont interposées de grosses cellules ganglionnaires multipolaires.

Autour du cercle extérieur de tentacules de certaines Actinies,

on a décrit des tubercules vivement colorés, que Milne-Edwards a appelés *bourses marginales* et qu'on a pris quelque temps pour des yeux. Il n'en est rien. Ce sont de simples batteries de nématocystes.

Ainsi donc, malgré leur complication bien plus grande, les Coralliaires manifestent, sous le rapport des appareils des fonctions de relation, une remarquable infériorité relativement aux Hydroméduses, où on rencontre des organes si différenciés. Ce fait est en rapport avec la vie sédentaire de ces êtres. La fixation entraîne constamment en effet, même chez les êtres supérieurs, la disparition des organes des sens. Il n'est donc pas étonnant de constater leur absence chez ces animaux encore inférieurs. Remarquons d'ailleurs que, chez les Hydroméduses, c'est sur la Méduse seule, individu libre, que se trouvent les organes sensoriels, les polypes fixés en étant totalement dépourvus.



Fig. 114. — Rameau de *Corallium rubrum*, avec les polypes épanouis (DE LACAZE-DUTHIERS).

MORPHOLOGIE DES POLYPES DE CORALLIAIRES. — Maintenant que nous connaissons les traits généraux des polypes des Coralliaires, il nous faut passer en revue les variations que le type subit dans la série. Tout d'abord, nous devons distinguer deux formes fondamentalement distinctes et caractérisant les deux ordres : ALCYONAIRES et ZOANTHAIRES.

1° POLYPES DES ALCYONAIRES (1). — Les polypes des *Alcyonaires* présentent toujours huit tentacules bipinnés contractiles (fig. 114) et parfois même tout à fait invaginables (Corail, Alcyon). La rétraction se fait par les muscles des mésentères, qui peuvent aussi rétracter le polype tout entier dans le cœnosarc.

Aux tentacules correspondent huit loges, limitées par autant de septa complets. Deux d'entre ces derniers se font remarquer par leur apparition précoce et par leur longueur. La loge qu'ils comprennent entre eux est la *loge dorsale*. Elle serait traversée par un plan passant par l'axe, et divisant le polype en deux moitiés symétriques : c'est le plan de symétrie bilatérale. Les rubans musculaires des septa présentent une disposition typique; ils sont toujours placés sur le côté ventral du septum. De la sorte, il existe deux rubans musculaires dans la loge ventrale, il n'y en a

(1) DE LACAZE-DUTHIERS, *Le Corail*, Paris, 1864. — KÖLLIKER, *Die Pennatuliden*, Abhand. nat. Gesellsch. Frankfurt, t. VII et VIII, 1872.

pas dans la loge dorsale, et il en existe un seul dans toutes les autres.

Les polypes sont en général tous semblables dans une même colonie. Quelques Alcyonidés (*Sarcophyton*), les *Heliopora* et tous les Pennatulidés présentent cependant une exception remarquable. A côté des individus normaux, en général seuls sexués (les *autozoïdes*), existent d'autres individus, plus petits, dépourvus de tentacules et de muscles rétracteurs, dépourvus presque toujours aussi d'ourlets mésentériques et d'organes génitaux. Ces individus rudimentaires, les *siphonozoïdes*, semblent surtout avoir un rôle aquifère.

Par leur extrême simplicité, les Alcyonaires sembleraient devoir être placés à la base du groupe des Coralliaires. Ce n'est là qu'une apparence ; la paléontologie laisse une incertitude complète sur cette question d'origine, mais l'embryogénie montre au contraire que les Alcyonaires sont un groupe terminal, et sans doute dérivé des Zoanthaires. En effet, le nombre de huit cloisons est un nombre acquis secondairement, et les quelques données embryogéniques que nous possédons montrent qu'il se forme en réalité un plus grand nombre de septa, qui disparaissent ensuite.

Si, d'autre part, on considère les *Heliopora*, qui sont les plus anciens des Alcyonaires, on constate qu'ils ont tellement de rapport avec les Zoanthaires qu'on les a, jusqu'à ces dernières années, rangés dans ce groupe. Ils ont en effet un squelette calicinal remarquablement développé, et construit sur le type 6. Les recherches de Moseley sur les parties molles de l'animal ont seules pu montrer la discordance entre le type du squelette et le type du polype, et déterminer la vraie place des *Heliopora*. Elles démontraient en même temps le caractère acquis et non primordial du type 8.

2° Polypes des zoanthaires. — Les polypes des *Zoanthaires* diffèrent de ceux des Alcyonaires : 1° par la forme de leurs tentacules, qui sont simples et coniques ; 2° par le nombre de ceux-ci.

Dans le plus grand nombre des formes de Zoanthaires actuellement vivantes, le nombre typique et fondamental des tentacules, et par suite, en général, celui des loges et des septa est six. L'augmentation se fait toujours également par des multiples de six. De là le nom d'*Hexacoralliaires* donné aux animaux ainsi construits.

Le cas le plus simple est celui où il n'existe que six tentacules. Il est très rarement réalisé.

En général ce nombre s'accroît fortement, et cet accroissement se fait suivant un processus remarquable, qu'il nous faut étudier avec soin.

Développement progressif des septa chez les coralliaires. — Le mode de développement des septa et celui des tentacules qui lui est étroitement lié n'ont été étudiés un peu complètement que dans un assez petit nombre de types (1).

(1) De Lacaze-Duthiers, *Développement des Actinies*, A. Z. E., t. I, 1872. — O. et R. Hertwig, *loc. cit.*

Les divergences que présentent ces observations montrent qu'il n'existe pas un mode absolument général. Les premiers stades seuls sont communs à tous les animaux du goupe, la suite du développement varie. Le seul caractère général est le suivant : quand de nouveaux septa se forment, il s'en forme toujours simultanément un certain nombre, nombre déterminé, en des points du calice également déterminés, et répartis en général sur tout le pourtour. Ces septa de même âge constituent un cycle.

Nous prendrons comme type la description que O. et R. Hertwig ont donnée, et qui s'applique à un certain nombre d'Actinies :

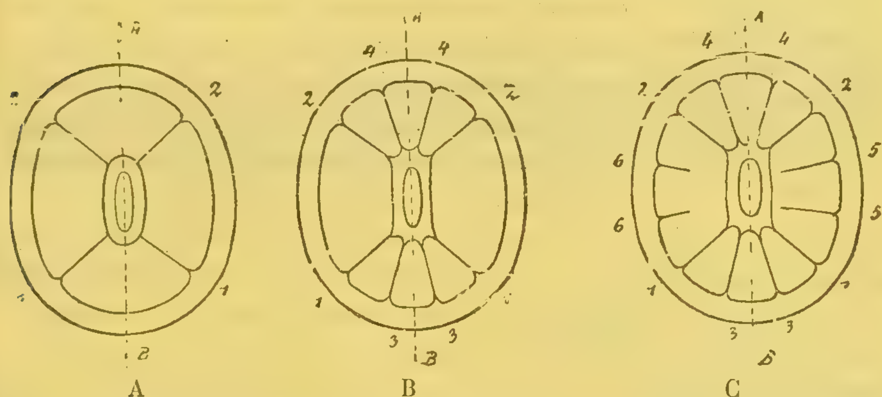


Fig. 115. — Schéma du développement des douze premiers septa d'une Actinie (d'après les observations d'Hertwig). — Les numéros indiquent l'ordre d'apparition. — 3, 3, 4, 4, septa directeurs; AB, trace du plan de symétrie.

Sagartia parasitica, *Adamsia diaphana*, *Anthea cereus* et *A. cinerea*, etc.

Au moment où la larve se fixe, sa cavité cœlentérique est un simple sac, au milieu duquel est suspendu l'œsophage :

1° Deux premiers septa se forment, dans une direction presque perpendiculaire au plan de symétrie, mais plus rapprochés de l'une des commissures buccales (fig. 115 A, 1, 1), de façon à diviser le sac en deux loges inégales.

2° A l'intérieur de la plus grande loge, se forme une second paire de septa (A, 2, 2), disposée, par rapport à la seconde commissure, comme la précédente par rapport à la première. Ainsi sont formées quatre loges, deux latérales, une antérieure, une postérieure, ces dernières traversées par le plan de symétrie (fig. 115 A).

3° Dans chacune des deux loges médianes apparaît une paire de septa (B, 3, 3, 4, 4). Ceux-ci, les plus voisins du plan de symétrie, garderont toujours cette situation au voisinage des commissures de la bouche, et aucun nouveau septum ne viendra séparer ceux de la même paire. Ils ont d'ailleurs toujours une structure

un peu particulière. On leur donne le nom de *septa directeurs.*

4° Enfin, dans chacune des deux loges latérales, apparaît une paire de septa, ce qui porte à 12 le nombre de septa et de loges formés (C).

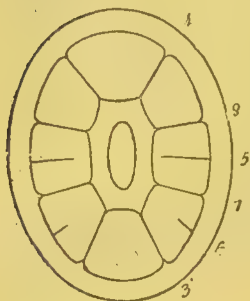
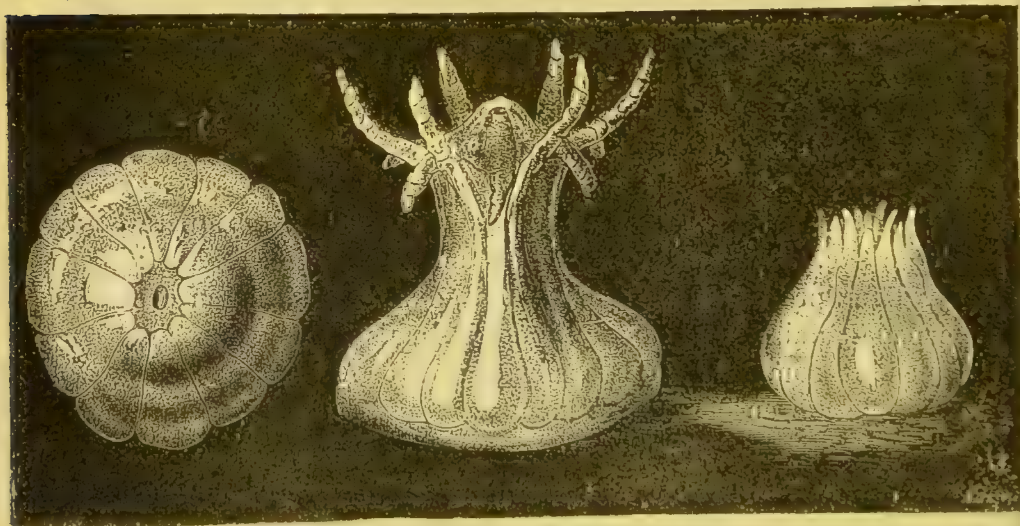


Fig. 116. — Achèvement du stade 12 dans les Hexactiniaires, d'après les observations de Cerfontaine.

[Les recherches récentes de Cerfontaine, infirment cette dernière observation; les deux dernières paires de septa ne naîtraient pas dans la même loge, mais de la façon qu'indique la figure 116 (1)].

Ces douze premiers septa sont les *septa principaux.* Ils se distinguent des septa qui se formeront plus tard par plusieurs caractères. Ils ne contiennent jamais de cellules génitales; souvent ce sont les seuls qui atteignent l'œsophage et se soudent avec lui, formant ainsi des septa complets.

Lorsque les douze septa principaux se sont formés, le processus de développement s'arrête quelque temps, pour reprendre un peu plus tard, légèrement modifié. Dans cet intervalle, les loges, jusqu'ici très inégales, se régularisent, et les tentacules apparaissent, d'abord celui de la loge antérieure, puis celui de la loge



A C B

Fig. 117. — Développement d'*Astroïdes calycularis.* — A, embryon libre divisé en douze loges. — B, embryon fixé, au moment de l'apparition des douze premiers tentacules. — C, jeune *Astroïdes*, avec ses tentacules différenciés en deux cycles (DE LACAZE-DUTHIERS).

postérieure, puis enfin les dix autres. Lorsqu'ils sont tous formés, ils se divisent en deux cycles (fig. 117 C et 118 D): un cycle interne,

(1) C. R. Ac. Sc. Bruxelles, 1891.

formé de six grands tentacules, parmi lesquels les deux du plan de symétrie ; un cycle externe, formé de six petits tentacules, alternant avec les premiers. Les loges peuvent, elles aussi, être considérées comme formant deux cycles alternants et correspondant aux deux cycles de tentacule (fig. 118 D). Les loges du premier cycle (fig. 118 D, 1), parmi lesquelles se trouvent les loges directrices, restent toujours semblables et aucun septum secondaire ne se produit à leur intérieur. Tous les septa apparaissent dans les loges du second cycle (fig. 117, 2), suivant un mode qu'on peut facilement exposer.

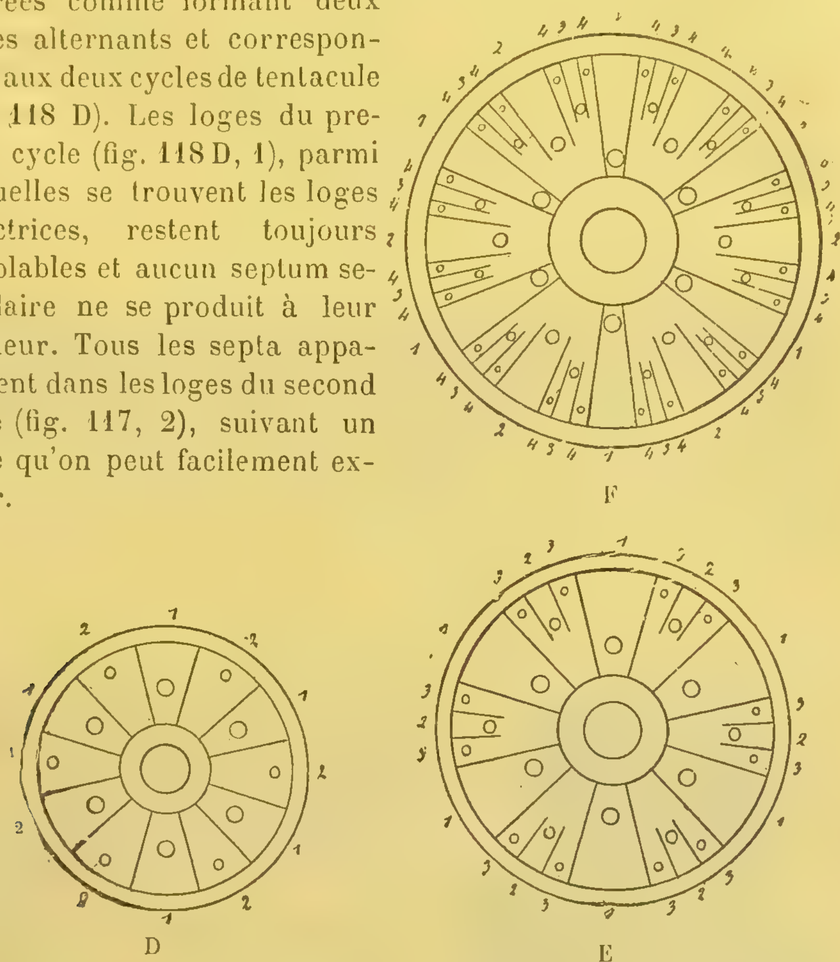


Fig. 118. — Formation des septa secondaires. — Les septa de même ordre sont de même longueur. — D, division des loges primaires en deux cycles (1) et (2). — E, formation des septa de second ordre : 1, 2, loges principales ; 3, loges intermédiaires. — F, formation des septa de troisième ordre : 1, 2, 3, loges principales ; 4, loges intermédiaires, où apparaîtront les septa de quatrième ordre (schématisé d'après les observations d'Hertwig).

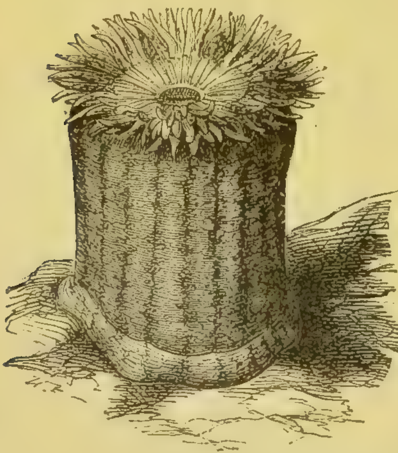
Les douze septa principaux constituent les septa de premier ordre. Il est à remarquer que leur apparition s'est faite non seulement par *paires*, symétriquement par rapport au plan de symétrie, mais aussi par *couples*, en appelant ainsi deux septa juxtaposés et formés simultanément, au sein d'une des loges précédemment constituées (1). Cette règle va se continuer. Les septa

(1) La loi, suivant Cerfontaine, n'est pas générale, et ne s'applique pas aux paires six et sept.

du second ordre apparaissent simultanément, il s'en forme six couples, un dans chaque loge du second cycle (fig. 118 E). Il existe alors vingt-quatre loges, qu'on peut à leur tour diviser en deux catégories : les unes limitées par deux septa accouplés, de même ordre (loges principales), les autres limitées par deux septa d'ordre différent (loges intermédiaires). Elles se reconnaissent facilement dans une coupe transversale ; dans les premières, les rubans musculaires des deux septa qui les limitent sont tournés vers la cavité de la loge ; dans les loges intermédiaires, aucun ruban musculaire ne fait saillie. [Il y a exception pour les loges directrices et les deux loges voisines (voir la fig. 111)].

La distinction des loges en loges principales et en loges intermédiaires a une importance assez grande, non seulement pour le développement des septa postérieurs, mais encore au point de vue purement anatomique. Elles affectent notamment des rapports en général différents avec les lames calcaires du calice et avec les tentacules. Toutes les loges principales sont munies d'un tentacule, il n'en est pas toujours ainsi pour les loges intermédiaires. Lors même que les tentacules se développent sur les unes et sur les autres, ils se divisent souvent en deux types, correspondant aux deux espèces de loges, et différant soit par leurs dimensions (*Madrepora*), soit par leur position, soit par leur faculté de rétraction (*Seriatopora*).

Les septa de troisième ordre vont encore se former par couples dans les loges intermédiaires ; ils seront donc au nombre de quarante-huit, et sépareront autant de loges (fig. 118 F).


Fig. 119. — *Adamsia effeta.*

La suite du développement procède suivant la même loi.

Comment varie maintenant le polype dont nous venons de décrire le type, dans la série des *Zoanthaires*. Les variations sont peu importantes dans tout le groupe des *Madréporaires*. Les seules qui modifient notablement la forme fondamentale sont dues à l'état colonial et seront étudiées plus tard.

Modifications du polype chez les actiniaires (1). — Il n'en est pas de même chez les *Actiniaires* (fig. 119), où la vie solitaire et l'absence de squelette entraîne d'importantes modifications. Les polypes atteignent des dimensions relativement énormes. Leurs parois extérieures sont particulièrement épaisses et résistantes.

(1) Andres, *Le Attinie.* Fauna and Fl. des Golf. von Neapel, 1884.

Quelques espèces cependant dédaignent cette vie sédentaire pour vivre en parasites sur des Méduses. D'autres, mieux pourvues encore, peuvent nager, grâce à la transformation de leur disque pédieux, qui se renfle en vésicule, et agit comme flotteur (*Minyas*).

La *symétrie bilatérale* est nettement accusée par la bouche en forme de fente allongée, ainsi que par la disposition des loges directrices placées aux deux extrémités de la bouche et affectées d'une structure particulière. Les septa et les tentacules sont particulièrement nombreux, et forment plusieurs cycles.

Les *septa* sont disposés par couples, comme il résulte de leur genèse, étudiée plus haut ; les loges qu'ils séparent sont de deux espèces : les loges principales et les loges intermédiaires, termes déjà définis.

Les *tentacules* sont disposés souvent sur plusieurs cercles concentriques. Tantôt ils ne peuvent se rétracter, tantôt au contraire ils sont rétractiles, quelquefois seuls, quelquefois avec le péristome tout entier.

Chez un assez grand nombre d'Actinies, les tentacules se terminent par un pore, assez petit, mais pouvant donner passage au moment de la contraction à un mince filet (1). L'animal lance alors de l'eau par tous ses tentacules, comme le ferait une pomme d'arrosoir. Chez les Actinies des grands fonds, ce pore peut devenir très grand et ressemble à une petite bouche (*Paractis tubulifera*, *Polysiphonia tuberosa*). Parfois même le tentacule se raccourcit très fortement (*Sicyonis crassa*) ou même disparaît (*Liponema*), et à sa place se voit une ouverture dans le péristome, comme si, dans tous ces cas, c'était le petit orifice qui était devenu l'organe essentiel du tentacule.

Enfin quelques Actinies (*Sagartia*) sont munies d'armes défensives ; ce sont des filaments attachés aux bords libres des septa et garnis de nématocystes. Ces filaments, les *aconties*, peuvent être projetés quand l'animal est inquiété, soit par la bouche, soit par des ouvertures spéciales, les *synclides*, placées dans la paroi même du corps.

Le troisième groupe des Hexactiniaires, les Antipathaires, se distingue par une modification secondaire dans son plan de structure. Le type primitif est le type 6. Dans la *Gerardia*, il est pleinement conservé ; il existe vingt-quatre tentacules et vingt-quatre septa bien développés. Chez les *Antipathides*, il existe six tenta-

(1) Von Koch, M. J., t. VI, 1880

cules qui seuls conservent l'arrangement primitif; des six septa, qui leur correspondaient primitivement, quatre deviennent rudimentaires, deux seulement persistent et viennent se placer dans le prolongement de la fente buccale.

Coralliaires non construits sur le type 6. — A côté des Hexactiniaires, se placent un petit nombre de genres, qui ne sont pas construits d'après le type 6. Ils sont en général rangés cependant parmi les Actinies. Mais il semble, tant est grande l'importance qui s'attache au plan de structure, qu'on doive les séparer complètement des Actinies, et en former des groupes de même valeur que les Alcyonaires et les Zoanthaires. Toutefois, il faudrait pour cela que le groupe des Madréporaires soit étudié avec plus de soin.

Voici, dans tous les cas, les caractères de ces petits groupes.

1° *Cérianthidés* (fig. 120). — Corps allongé, sans disque pédieux, plongé dans le sable, et sécrétant un tube muqueux. Extrémité percée par un pore anal. Nombreux septa tous complets, mais n'atteignant pas l'extrémité anale; deux d'entre eux, situés à l'une des commissures de la bouche, sont les septa directeurs; ils sont très courts; les deux septa les plus voisins de ceux-ci sont au contraire les plus longs, et ils vont en diminuant de longueur jusqu'au côté diamétralement opposé, où ils descendent seulement jusqu'à la moitié de la longueur du corps.



Fig. 120. — *Cerianthus erectus* (Jules Haime).

2° *Paractiniaires.* — Huit septa, huit tentacules comme chez les Alcyonaires. Ils en diffèrent parce que les deux paires ventrales de septa ont leurs rubans musculaires placés sur leur face dorsale.

3° *Edwardsidés.* — Huit septa encore, mais arrangement différant à la fois et de celui des Alcyonaires, et de celui des Paractiniaires. La dernière paire ventrale de septa a seule ses rubans musculaires sur le côté dorsal. Nombreux tentacules.

Les polypes des Coralliaires peuvent vivre libres, ou associés en colonie. Dans ce dernier cas, ils sont reliés entre eux par une masse de tissus charnus, et parcourus par de nombreux vaisseaux, mettant en relation les divers individus de la colonie. C'est le *cœnosarc.*

L'étude de la morphologie des colonies, de la disposition relative et des rapports réciproques des individus qui les constituent doit maintenant nous occuper. Mais avant d'abandonner l'histoire des polypes considérés individuellement, il est indispensable d'étudier les formations squelettiques qui se développent à leur intérieur, au moins chez les Zoanthaires.

SQUELETTE. — Les Actinies sont les seuls Coralliaires dont le polype ne soit soutenu par aucun squelette. Les Cérianthes se sécrètent un tube formé de mucus et de nématocystes déchargés, où l'animal peut se retirer; mais il n'y existe pas de squelette proprement dit.

D'après les recherches les plus récentes, le squelette des Coralliaires, quel qu'il soit, est toujours un produit de sécrétion de cellules exodermiques. Alors même qu'il est formé de spicules isolés dans la profondeur du mésoderme, on a reconnu que ces spicules étaient toujours entourés d'une couche épithéliale continue, dont l'origine première est un nid de cellules exodermiques émigrées vers la profondeur. On donne à ces cellules le nom de *calycoblastes*.

Si nous prenons pour point de départ de notre description un Madréporaire simple, ou un jeune Madréporaire quelconque, une *Astroïdes calycularis*, par exemple, qui n'a pas encore bourgeonné, nous observons les faits suivants (1) :



Fig. 121. — Larve d'*Astroïdes calycularis*, peu après sa fixation. — Coupe optique transversale, montrant le développement des lames en Y. La position des mésentères dans l'intervalle est indiquée par des lignes ombrées (DE LACAZE-DUTHIERS).

1° La première indication du squelette est la formation d'une plaque pédieuse sur le disque d'attache du jeune polype. Cette plaque se forme de la périphérie au centre.

2° Le long de douze lignes rayonnant à partir du centre, et disposées sur la ligne médiane de chaque loge, se produit un repli, une élévation de l'exoderme, qui forme sur le milieu de la loge du polype une ligne saillante. Entre les deux feuillets de ce repli se dépose une mince lame calcaire. C'est la première indication des *lames* rayonnantes du squelette. Ces lames convergent vers le centre, mais ne l'atteignent pas tout à fait. A leur extrémité périphérique, elles sont bifurquées, et chacune des branches diverge, pour aller rencontrer la branche correspondante de la lame voisine (fig. 121).

(1) VON KOCH, *Biol. Centralblatt*, t. II, 1882.

3° Les lames se développent davantage; d'une part elles atteignent le centre, d'autre part leurs deux branches périphériques rejoignent les branches des lames voisines, et il se forme par cette soudure une enveloppe calcaire continue, la *muraille*, qui est logée à l'intérieur de ce qui constituait la paroi latérale primitive du polype, quand il était encore sans squelette.

En résumé, le squelette d'un polype, que dans son ensemble on

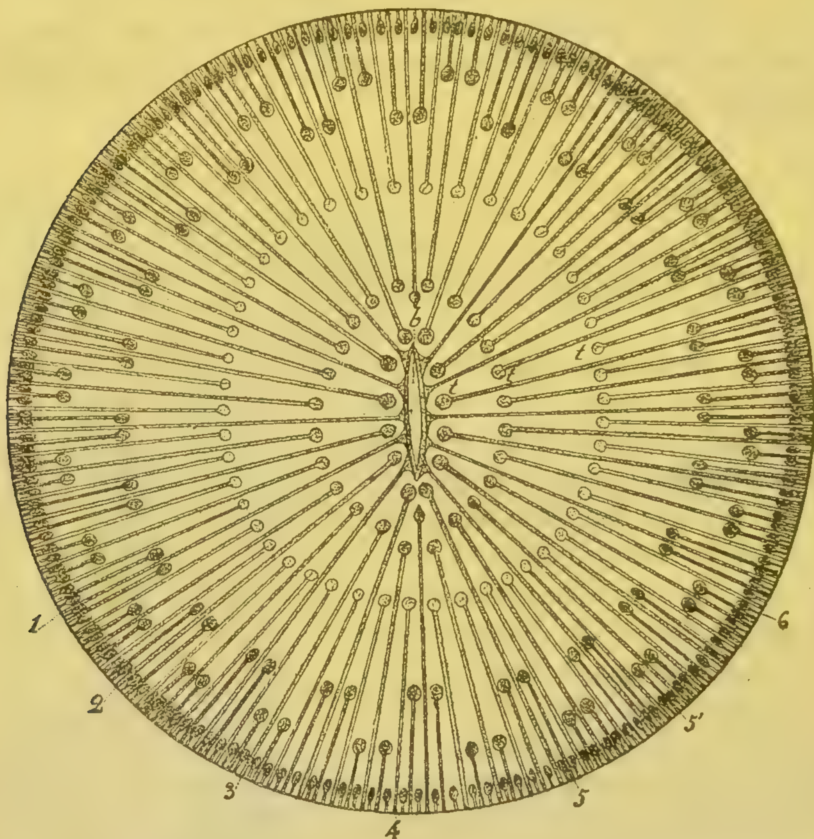


Fig. 122. — Schéma de la coupe transversale du polypier d'une *Fungia dentata :* 1, 6, les lames des divers ordres. Dans le cinquième cycle, les lames par exception sont de deux grandeurs 5 et 5′; *b*, bouche; *t*, place des tentacules (Bourne).

appelle *calice*, est composé de trois parties fondamentales :

1° La *base*.

2° La *muraille*.

3° Les *lames*.

D'après les recherches de Fowler et de Heider, la muraille n'est pas toujours une dépendance aussi complète des cloisons.

Dans certains cas elle apparaît d'une façon indépendante, et ce n'est que secondairement que les lames viennent s'y attacher.

Ces dernières correspondent *au milieu des loges;* aussi bien dans

les loges principales que dans les loges intermédiaires, elles alternent donc avec les septa charnus.

De même que le nombre des loges augmente par formation de cycles successifs, de même il y a production successive de plusieurs cycles de lames, qui diffèrent d'un cycle à l'autre par la longueur ou d'autres caractères secondaires.

On peut appeler *chambre* l'espace qui sépare deux lames voisines.

Le mode d'apparition des lames de divers ordres est lié au mode de formation des septa et des tentacules. Il peut s'exprimer par une loi extrêmement simple : *Il se forme une lame dans chacune des chambres déjà existantes* (fig. 122).

La partie inférieure des lames est toujours plus rapprochée du centre que la portion supérieure. Elles y sont en relation avec

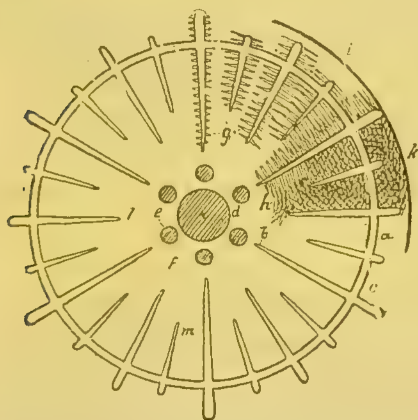


Fig. 123. — Schéma de la coupe transversale d'un polypier : — *a*, muraille ; *b*, lames de premier ordre ; *c*, côtes continuant les lames à l'extérieur de la muraille ; *d*, columelle ; *e*, palis ; *f*, chambre ; *g*, synapticules ; *h*, dissépiment ; *i*, épithèque ; *k*, traverses épithécales ; *l*, lames de second ordre ; *m*, lames de troisième ordre.

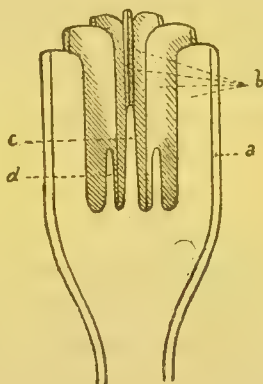


Fig. 124. — Schéma de la coupe verticale d'un polypier : — *a*, muraille ; *b*, lames ; *c*, columelle ; *d*, palis.

une colonnette axiale, qui s'est formée d'ailleurs indépendamment, au centre du calice, et qu'on appelle la *columelle* (fig. 123, *d* et 124, *c*). Cette dernière, plus ou moins développée, fait quelquefois fortement saillie au milieu du calice. Elle peut être tout à fait massive ; mais d'autres fois elle est spongieuse, ou formée d'un faisceau de colonnettes distinctes. Enfin elle peut manquer complètement.

Souvent, autour de la columelle se trouvent un ou plusieurs cercles de petites tiges verticales, placées dans le plan des lames. Ce sont les *palis* (fig. 124, *d*). Il ne faut pas les confondre avec *les faux palis* qui ne sont que des colonnes saillantes dépendant des lames et occupant la place des vrais palis.

Les différentes lames peuvent être unies les unes aux autres par des trabécules calcaires (*synapticules* spéciaux aux *Fongidés*) ou par de petites lamelles calcaires horizontales (*dissépiments*).

Rarement les dissépiments se continuent sur toute l'étendue du calice. Ils constituent alors des *planchers* qui séparent le calice en étages superposés. Les Coralliaires qui offrent ce dernier caractère avaient été réunis en un groupe spécial, les *Tabulés;* mais Moseley a montré que c'était là un caractère secondaire et les genres vivants qui le composaient, et qui n'étaient qu'au nombre de quatre, doivent être en réalité répartis dans d'autres groupes.

Les dissépiments et les planchers se forment les uns au-dessus des autres, à mesure que s'accroît le polypier. Celui-ci en effet tend à abandonner le fond du calice, qui s'allonge graduellement vers le haut et le polype n'en occupe que la portion supérieure.

Sur la muraille, peuvent se développer des *côtes* plus ou moins saillantes, qui sont en général dans le prolongement des lames, et que peuvent également unir des dissépiments (fig. 123, *c*).

A toutes ces parties qui sont en somme des dépendances des lames, s'ajoute quelquefois une croûte calcaire souvent ornée de stries d'accroissement. Elle se développe aux dépens de la couche externe d'exoderme, et constitue une enveloppe autour de tout le calice. C'est l'*épithèque*, bien différente des formations précédentes, lesquelles dépendent réellement des lames calcaires (1).

Nous n'insisterons pas sur les modifications que peuvent présenter les calices des polypiers considérés individuellement. Nous ne signalerons que l'appareil tout particulier des Fongies (2). Chez ces Polypiers qui ne s'assemblent pas en colonie, les parois du calice sont écartées jusqu'à se rabattre sur un même plan. Le calice n'a plus la forme conique, et le polypier a l'aspect d'un disque dont la face supérieure est recouverte par les lames. Celles-ci débordent sur la circonférence, tandis qu'à la partie inférieure existent des côtes rugueuses correspondant aux côtes externes de la muraille. Le calice des Fongies se ramène donc à la forme normale.

Dans les Madréporaires coloniaux, le cœnosarc s'incruste lui-même de calcaire, de façon que les calices sont entièrement entourés et reliés à leurs congénères par une masse générale de calcaire, qu'on nomme le cœnenchyme. Il peut se présenter suivant deux types très différents : ou bien il est massif, et n'est jamais pénétré par les canaux; ou bien au contraire il est percé d'une multitude de canalicules très fins où prennent passage les vaisseaux mettant les divers polypes en communication.

(1) On réunit quelquefois sous le nom d'*appareil exothécal* toutes les parties calcaires extérieures à la muraille, par opposition à l'appareil *endothécal*, sous lequel on désigne les dissépiments et les synapticules internes.

(2) Bourne, Q. J., t. XXVII, 1887.

De là, la division des Madréporaires en *Imperforés* et *Perforés*, proposée par Milne Edwards.

Chez les Perforés, il n'est pas rare de voir le squelette calicinal lui-même se creuser de canalicules mettant en communication les diverses parties d'un même polype. Le squelette tout entier est donc alors perforé.

Squelette des Alcyonaires. — Le squelette subit chez les Alcyonaires une remarquable régression. Chez les *Heliopora* seuls, c'est-à-dire chez les plus anciens représentants du groupe, le développement du squelette peut être comparé à celui des Madréporaires. Il y existe des calices, et, chose remarquable, ils sont construits sur le type 6, bien que le polype lui-même ait la disposition commune à tous les Alcyonaires.

Dans tous les autres cas, le polypier calcaire se développe surtout dans le cœnosarc ; il ne forme jamais de calice distinct pour les polypes. Son mode de formation diffère, de plus, considérablement de ce que nous avons vu chez les Madréporaires.

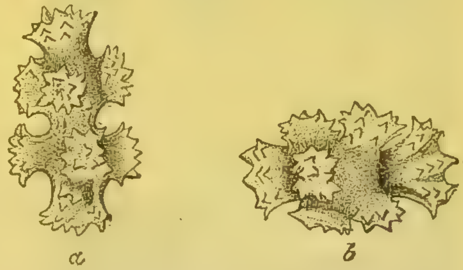


Fig. 125. — Spicules du Corail. Gr. 500 (de Lacaze-Duthiers).

Au lieu de se déposer dès l'origine en lames devenant très rapidement continues, il est primitivement formé de spicules (fig. 125). Ceux-ci se développent aux dépens de calycoblastes d'origine exodermique, mais qui ont de bonne heure émigré dans le mésoderme. Aussi a-t-on longtemps considéré les spicules comme d'origine mésodermique.

Chez les *Alcyonidés*, ces spicules existent seuls, à l'exclusion de toute autre partie squelettique. Ils sont séparés les uns des autres, épars dans le cœnenchyme. Il n'existe donc pas de polypier proprement dit.

En général, au contraire, les parties dures sont plus développées, de façon à constituer un polypier continu, le plus souvent dendroïde.

Ce polypier peut avoir lui-même deux origines : 1° il peut prendre naissance, comme les spicules primitifs, aux dépens de nids de calycoblastes plongés dans le mésoderme. C'est ce qui a lieu dans le *Corail*, où le polypier est entièrement calcaire, dans les *Melithæa* et les *Mopsea*, où il est formé d'anneaux alternativement cornés et calcaires. Le squelette dans ce premier cas est exclusivement spiculaire.

2° Dans d'autres cas, le polypier continu est nettement d'o-

rigine exodermique. Il est recouvert par une couche épithéliale, qui est en continuité à la base du polypier avec l'épithélium externe. Les parties molles de l'animal recouvrent le polypier, comme un doigt de gant recouvre le doigt qui le porte.

Le polypier est alors tout à fait indépendant des spicules, qui peuvent parfois s'accumuler et se souder à sa surface (*Gorgonidés*), ou, au contraire, rester séparés. Il peut, comme dans le premier cas, être corné (*Gorgonia*), calcaire (*Primnoa*) ou formé d'articles successivement cornés et calcaires (*Isis*).

Dans les *Pennatulidés* le polypier est plus réduit encore; il consiste en une mince tige calcaire, s'étendant dans toute l'étendue du pédoncule. Il est également recouvert d'une couche épithéliale, mais l'origine de cette dernière n'est pas exactement connue.

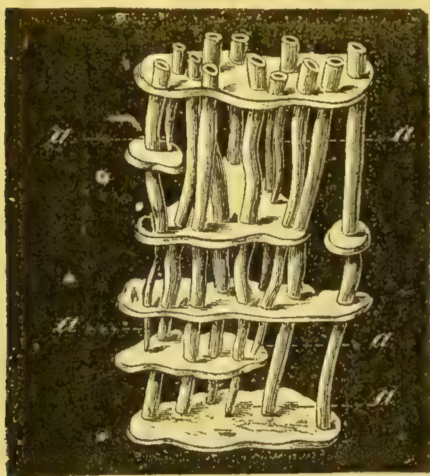


Fig. 126. — *Tubipora musica* L., squelette. — *a*, tubes des polypes, issus des planchers placés à diverses hauteurs.

Les *Tubipora* (fig. 126) constituent, dans le groupe des Alcyonaires, un type tout à fait à part, malheureusement peu étudié.

Le squelette spiculaire existe seul, mais les éléments dont il est formé se réunissent les uns aux autres, pour former un tube continu autour de chaque polype dont la partie supérieure est seule libre. Le polypier, coloré en un beau rouge, est ainsi constitué par un ensemble de longs tubes droits, parallèles, placés côte à côte et donnant à l'ensemble l'aspect d'un jeu d'orgues, d'où le nom de *Tubipora musica* qui lui a été donné. Les tubes sont unis enfin les uns aux autres par des planchers horizontaux, correspondant à des lames du cœnenchyme, qui s'étendent entre les divers polypes et d'où partent de nouveaux individus.

Bien que les polypes aient ici individuellement leur squelette, ces formations n'ont, cela va sans dire, qu'un rapport éloigné avec les calices des Madréporaires.

Squelette des antipathaires. — Le squelette des Antipathaires n'est qu'une formation dégénérée. Il est formé par un tube corné, rigide, et dichotomisé de place en place, généralement hérissé d'épines. Il est sécrété par un épithélium spécial, d'origine probablement exodermique, et porte les polypes alignés latéralement.

Parfois, à ce squelette s'ajoute une enveloppe protectrice externe, formée de mucus sécrété, englobant des corps étrangers, des grains de sable, etc.

Reproduction asexuée. — Coralliaires isolés et colonies. — Les polypes des Coralliaires possèdent, en général, la faculté de se reproduire par voie asexuée, et cette propriété est le point de départ de la formation des colonies.

Un certain nombre de types toutefois restent isolés, soit qu'ils aient perdu la faculté de bourgeonner, soit que les bourgeons se détachent après s'être formés.

Il n'existe que trois de ces formes simples parmi les *Alcyonaires* (*Haimea*, *Monoxenia*, *Hartea*). Elles sont aussi l'exception

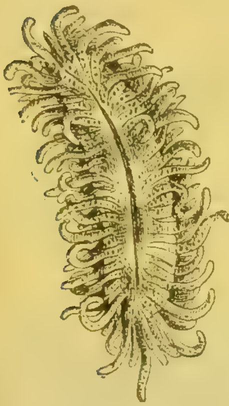




Fig. 127. — *Flabellum spinosum.*



Fig. 128. — Développement de la Fongie.

chez les *Madréporaires*, où elles sont cependant plus nombreuses (*Balanophyllia*, *Caryophyllia*, *Flabellum* (fig. 127), etc.).

Dans le genre *Fungia*, les divers polypes naissent sur un même polypier; ce n'est que secondairement et après un temps assez long, qu'ils se détachent pour vivre indépendants (fig. 128).

Au contraire, dans la règle, les Actiniaires vivent isolés. On a cependant constaté une génération asexuée chez certaines d'entre elles. Elle est fréquente chez l'*Anemonia sulcata*, où on trouve souvent accolés deux individus nés par scissiparité.

Les *Zoanthidés* seuls restent associés normalement en colonie. Il est à remarquer qu'ils vivent en commensalisme avec d'autres animaux : les *Zoanthes* sur les coquilles habitées par des Pagures, les *Palythoa* sur la tige des *Hyalonema*. Ces êtres trouvent dans un tel genre de vie une abondance de nourriture et des conditions de vie très favorables à leur développement. Aussi, quand de nouveaux individus se sont formés par bourgeonnement sur l'in-

dividu primitif, ils n'éprouvent pas le besoin de s'en séparer, et restent unis avec lui.

C'est chez les Madréporaires, que la reproduction sexuée peut être étudiée avec le plus de fruit. Toutes les formes s'y trouvent représentées, et peuvent se ramener à deux modes essentiels : le bourgeonnement et la division.

1° Le bourgeonnement, dans les cas les plus simples, se fait aux dépens de stolons, ou d'expansions membraneuses, qui partent de la base du polype primitif, et rampent sur le substratum. De distance en distance, naissent des polypes, qui restent indépendants les uns des autres, comme cela se



Fig. 129. — *Madrepora verrucosa.*

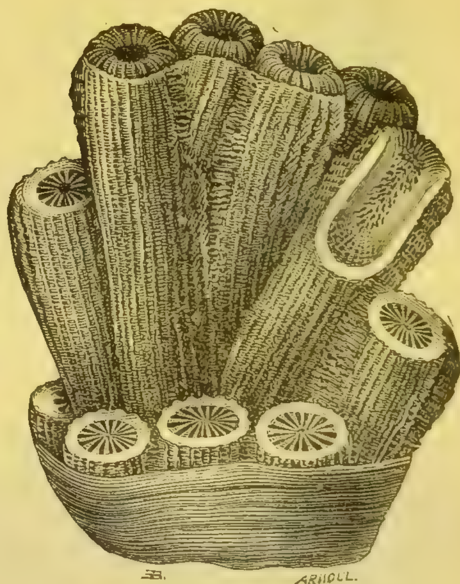


Fig. 130. — *Heliastræa cavernosa.*

passe si fréquemment dans les Hydraires (*Rhizopsammia*, *Astrangia*, *Rhizangia*).

2° Dans le cas le plus général les tissus coloniaux mettant en relation les divers individus sont plus abondants, et forment un *cœnosarc*. C'est de ce cœnosarc compact que partent les nouveaux polypes.

3° Enfin le bourgeon peut se former sur les individus déjà existants, soit sur les parties latérales du calice (*gemmation latérale* ou *extracalicinale*), soit même sur le péristome (*gemmation intracalicinale*).

Ces divers cas conduisent, suivant l'intensité du bourgeonnement,

à deux formes coloniales, liées d'ailleurs l'une à l'autre par des passages insensibles. Dans l'une, le cœnosarc est très abondant, les calices espacés, et indépendants les uns des autres (*Madrepora* (fig. 129), *Oculina*, *Cladocora*), etc. Dans l'autre, les calices sont très nombreux (*Heliastræa* (fig. 130), *Astroïdes*, *Porites*), très resserrés les uns contre les autres, parfois même polygonaux (*Isastræa*, *Prionastræa*). C'est fréquemment le cas dans les espèces à gemmation calicinale. Mais toujours les calices restent distincts, sans qu'il puisse y avoir de fusion entre eux.

La *scissiparité* donne des dispositions plus variées. Elle s'effectue toujours de la façon suivante : le calice s'allonge, le nombre de ses cloisons augmente, puis il se produit un étranglement, qui divise en deux le calice primitif. Lorsque la division est complète, le résultat ne diffère pas essentiellement des formes nées par bourgeonnement.

Les individus produits peuvent être entièrement distincts, et donner des *formes cespiteuses* (*Mussa, Eusmilia*), ou rester unis soit par leur muraille, soit par du cœnenchyme (*Goniastræa*).

Il peut se faire que ce processus ne se continue pas jusqu'à complète séparation des cloisons. Les calices deviennent alors moins distincts, ils confluent plus ou moins. Il arrive souvent alors que l'allongement se continue longtemps dans le même sens. Il se forme en ce cas des séries plus ou moins longues de calices, mal séparés les uns des autres, et disposés en lignes plus ou moins sinueuses (*Symphyllia*).

L'exagération de ce fait nous amène aux espèces *méandrinoïdes* (fig. 131), que des passages ménagés nous permettent de rattacher étroitement aux types précédents. Dans les genres où la disposition est poussée le plus loin, on peut se rendre compte, de la manière suivante, du processus suivi par le développement (*Cœloria*, *Mæandrina*, *Manicinia*, etc.). Les calices s'allongent démesurément, prennent l'aspect d'une longue vallée sinueuse, bifurquant de temps à autre. La columelle est continue dans toute l'étendue, sous forme d'une lame courant au milieu de la vallée. Aucune séparation ne vient diviser la longueur de ces calices, qui semblent constituer une seule individualité. Mais si on examine les parties molles, sur lesquelles les vallées se retrouvent comme autant de chemins bordés de tentacules (fig. 131, B), on voit de distance en distance s'ouvrir des bouches, correspondant aux individus en lesquels le polype primitif s'est divisé, sans que leurs squelettes aient pu s'individualiser.

En général le polypier est massif, et formé d'une multitude de séries accolées les unes aux autres par leurs murailles. Dans

un petit nombre de genres (*Euphyllia*, etc.), il existe une seule série, libre latéralement, et formant par suite une lame foliacée ou flabelliforme, dans laquelle les calices divers sont plus ou moins confluents ou peu distincts.

Dans quelques types de Madréporaires (*Favia*, etc.), les deux modes de génération asexuée coexistent.

De ces différences dans le mode de développement asexué, on ne peut rien conclure touchant le port et l'aspect du polypier.

Dans toutes les séries, à l'intérieur parfois d'un même genre, on trouve des formes cespiteuses, des formes branchues et des formes massives. Il est impossible de donner une règle ayant quelque généralité. Dans les divers individus d'une même espèce, on peut trouver les ports les plus différents. De telles considérations ne peuvent donc rentrer que d'une façon très secondaire dans les caractères de classification.

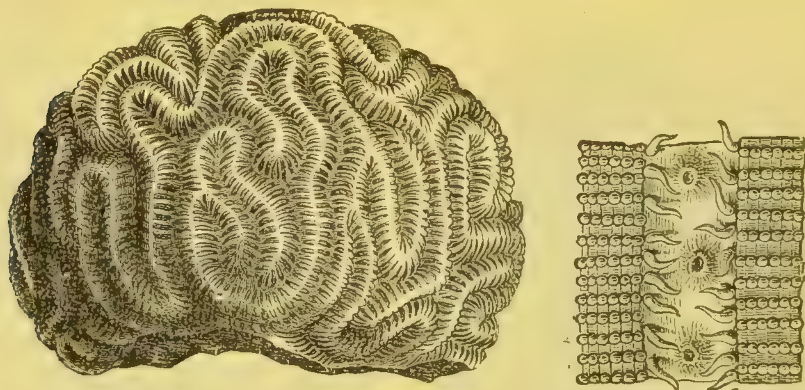


Fig. 131. — *Cœloria Arabica.*

La morphologie est un peu plus complexe chez les Alcyonaires, et elle amène à des types à formes coloniales fixes et déterminées.

Parallèlement à ce que nous venons de trouver chez les Madréporaires, nous rencontrons d'abord, outre les formes simples déjà indiquées, les formes stolonifères, où les individus naissent sur des stolons rampants (*Cornularia*, *Rhizoxenia*), ou sur une lame membraneuse encroûtante (*Anthelia*). C'est à ce groupe que se rattachent les *Tubipora*, dont les polypes naissent aussi d'une expansion membraneuse basilaire. Mais, en outre, des stolons partant de diverses hauteurs unissent les polypes entre eux, et constituent des sortes de planchers d'où peuvent également émerger de nouveaux polypes. Une disposition analogue se rencontre dans la *Cornularia viridis*.

Le plus grand nombre des Alcyonaires constituent des colonies

arborescentes, où les polypes naissent d'un cœnenchyme abondant (*Alcyonium*, *Corallium*, *Isis*, *Gorgonia*, *Rhipidogorgia*, etc.). Dans toute cette série, les polypes sont relativement petits, courts, et leur cavité digestive ne pénètre pas très avant dans l'épaisseur du cœnosarc.

Il n'en est pas de même d'une seconde série où les polypes ont une longue cavité cœlentérique, et qui nous conduit directement aux *Pennatulidés*.

Le point de départ peut être la forme simple *Monoxenia*, dont les polypes sont très allongés. Un premier stade nous est fourni par la *Fascicularia*, formée d'une série de polypes, accolés par leur partie inférieure, et libres seulement dans la région tentaculifère.

Supposons que dans pareil groupe les polypes s'allongent démesurément et bourgeonnent latéralement, nous aurons des Alcyonaires coloniaux, formés d'une portion axiale (résultant du développement et de la fusion des polypes primaires) et d'une portion appendiculaire, formée par les polypes issus des premiers par bourgeonnement. Les polypes primaires peuvent dans certains cas garder leur organisation primitive, leurs tentacules, etc. En général, ils entrent en régression et ne sont plus visibles que par leurs cavités digestives, qui persistent sous la forme de canaux longitudinaux courant d'un bout à l'autre de l'axe. Il en existe, chez la Pennatule, 4 semblables, entourant le squelette axial.

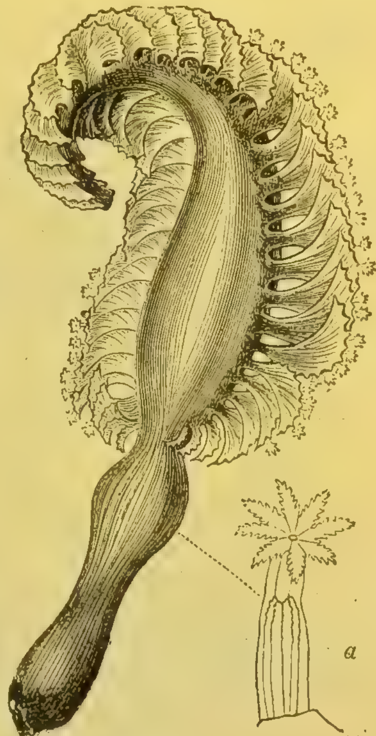


Fig. 132. — *Pennatula phosphorea* L., vue du côté dorsal. — *a*, un polype isolé.

Les polypes secondaires naissent parfois épars sur l'axe (*Veretillum*, *Stylobelemnon*) ou par rangées longitudinales (2 chez *Funiculina*, 4-6 chez *Kophobelemnon*), dans les deux cas, entièrement isolés.

D'autres fois, les divers polypes se soudent par leur partie inférieure, de façon à former une lame réniforme (*Renilla*) d'où émergent les portions tentaculaires libres. Enfin, au maximum de différenciation, l'axe porte latéralement des feuillets qui lui donnent l'aspect d'une plume (*Pteroïdes*, *Pennatula*) (fig. 132). Chaque

feuillet est formé par la coalescence d'un certain nombre de polypes, dont l'extrémité seule est libre.

Dans tous ces types de Pennatulidés, la colonie cesse d'être fixée au sol; la région inférieure de son axe, libre de polypes, s'enfonce dans le sable, de façon que l'ensemble est à moitié libre.

Origine des coralliaires. — Les Hydrocoralliaires. — Les Coralliaires ont été longtemps considérés, et sont regardés même par beaucoup de zoologistes, comme constituant un groupe tout à fait spécial, n'ayant avec les Hydraires qu'une lointaine parenté, permettant de les réunir dans un même embranchement.

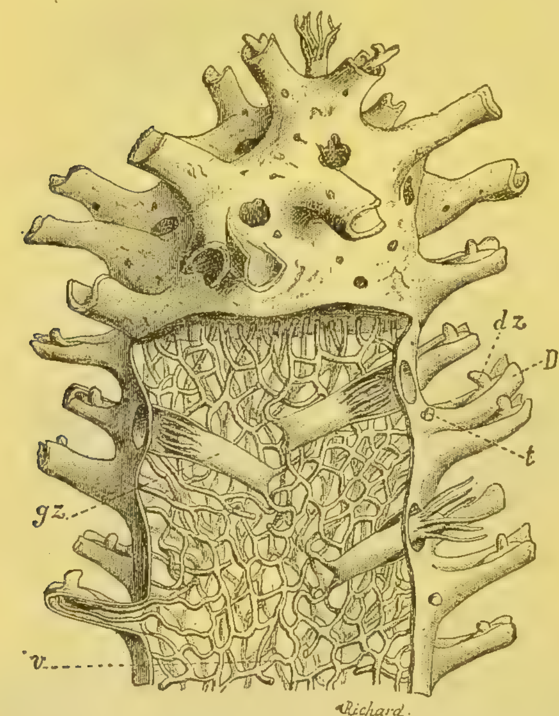


Fig. 133. — *Spinipora echinata* (les parties calcaires ont été dissoutes, et l'intérieur du cœnosarc a été mis a découvert dans la région inférieure). — *dz*, dactylozoïde, dans sa loge D; *t*, tentacule; *gz*, gastrozoïde; *v*, canaux du cœnenchyme (Moseley).

Les découvertes de Moseley ont établi au contraire entre les deux groupes des relations étroites; elles ont été mises en lumière d'après les résultats anatomiques de l'auteur anglais par Edm. Perrier. Il existe en effet un groupe particulier, les Hydrocoralliaires, qui établit entre les deux classes une chaîne continue de formes de passage, conduisant sans difficulté de l'une à l'autre. Les Hydrocoralliaires ont été constitués par Moseley, à l'aide de types qui avaient jusqu'à lui été considérés comme de vrais Coralliaires à cause de leur polypier calcaire, et qui étaient répartis dans divers groupes.

Tels sont les *Millepora* qui faisaient partie du groupe des Tabulés; les *Distichopora*, et un grand nombre d'autres que Milne Edwards rapprochait des Oculines : *Stylaster*, *Allopora*, *Cryptohelia*, etc. Tous ces êtres n'appartiennent nullement aux Coralliaires; ce sont des Polypes hydraires caractérisés, mais manifestant nettement une tendance à se rapprocher des Coralliaires.

Étudions les diverses formes par lesquelles s'opère ce rattachement des deux groupes.

Certains genres ne diffèrent des Hydraires que par le polypier calcaire. Tels sont les *Spinipora* (fig. 133), *Sporadopora*, *Errina*, etc. On y distingue, comme chez les Hydraires, plusieurs types d'individus différenciés : des gastrozoïdes (*gz*), des dactylozoïdes (*dz*), des gonozoïdes rudimentaires, des machozoïdes. Tous ces individus sont disposés sans ordre, au hasard, sur le polypier. Les dactylozoïdes sont astomes, en forme de simples tubes coniques, tandis que les gastrozoïdes sont pourvus d'une bouche avec une couronne de tentacules.

Chez les *Millepora* (fig. 134), les divers individus se disposent au contraire d'une façon régulière. Les dactylozoïdes (D), au lieu d'être épars dans la colonie, viennent se ranger en cercle au nombre de six ou huit, autour des gastrozoïdes (G). Tous possèdent des tentacules capités et terminés par une batterie de nématocystes. Le gastrozoïde n'en possède que quatre très courts.

Enfin dans les *Stylaster*, les *Astylus* et les *Allopora* (fig. 135), les dactylozoïdes et le gastrozoïde central se rapprochent au point que les parties

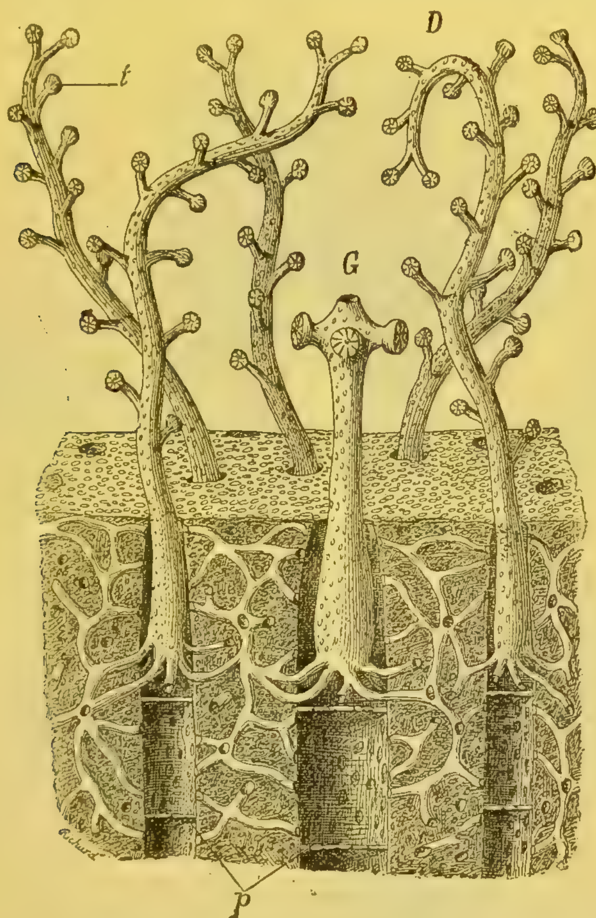


Fig. 134. — *Millepora alcicornis* L. (On a représenté seulement la moitié d'un cycle). — G, gastrozoïde central ; D, dactylozoïdes, rangés en cercle tout autour; *t*, leurs tentacules capités ; *p*, planchers transversaux. Aux bords de la figure, se voient, sur la surface, des orifices; ils correspondent à des dactylozoïdes faisant partie de cycles voisins (MOSELEY).

calcaires qui les soutiennent se soudent en un calice continu, pourvu de cloisons rayonnantes comme les Coralliaires, mais non analogues aux lames calcaires du calice des Coralliaires.

Les dactylozoïdes servent désormais uniquement de tentacules au gastrozoïde, qui se réduit lui-même à un simple tube muni d'une bouche. Ainsi cet ensemble d'individus se constitue en un individu d'ordre plus élevé.

Chez les *Cryptohelia* (fig. 136), les cloisons qui séparent les individus les uns des autres deviennent tout à fait minces, et un organe en forme de chaperon s'étend, comme appareil de protection, au dessus du groupe, attestant ainsi la haute individualisation de ce dernier. En même temps, au dessous s'est formée une cavité, sur laquelle l'ensemble se trouve comme suspendu. Si, par la pensée, nous continuons cette suite de modifications,

nous concevons facilement que les divers individus vont finir par se souder ensemble, après disparition des cloisons ; leurs cavités digestives vont toutes s'ouvrir dans l'espace que nous avons vu apparaître dans la *Cryptohelia*. Nous aurons réalisé un polype coralliaire. Dans cette hypothèse, un tel polype, loin d'être assimilé à un polype hydraire, doit être considéré comme une somme de polypes hydraires, réunis entre eux en une individualité d'ordre plus élevé. La cavité centrale placée au-dessous de l'œsophage est

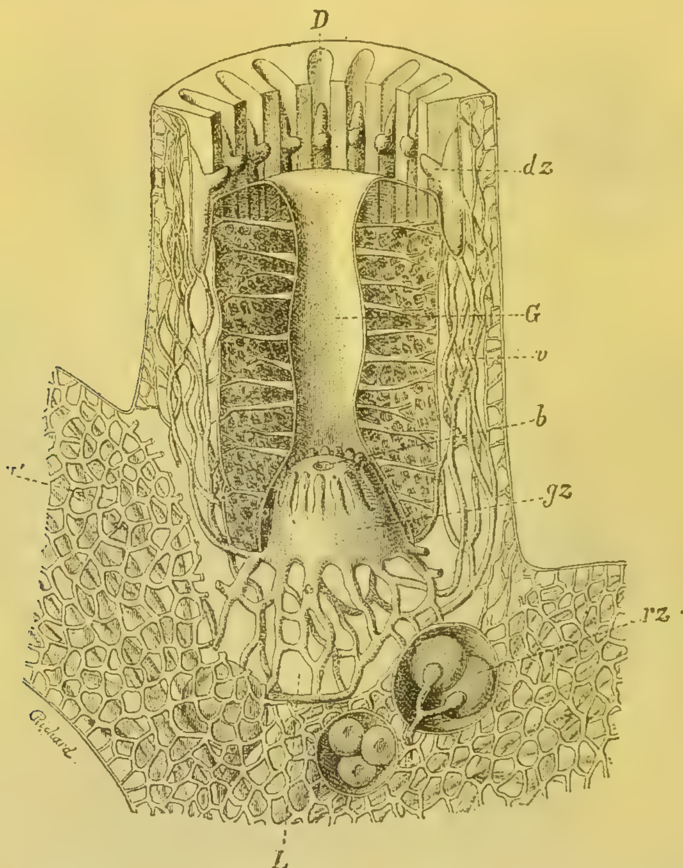


Fig. 135. — *Allopora profunda*. Coupe du calice d'un cycle. — *gz*, gastrozoïde ; G, gaîne du gastrozoïde ; *dz*, dactylozoïde, dans leurs loges D ; *rz*, gonozoïde ; *v*, *v'*, vaisseaux du cœnenchyme ; L, lacune creusée sous le calice (Moseley).

un organe colonial, n'appartenant en propre à aucun des individus constituants.

L'étude des Coralliaires pourrait de son côté nous donner de précieux renseignements ; elle nous montrerait des types (*Sarcophyton*) où le tube œsophagien conserve une individualité plus grande relativement aux tentacules. L'étude du développement nous révélerait de son côté l'individualité des dactylozoïdes, qui restent distincts jusqu'à la base du calice. Enfin, suivant quelques auteurs, l'histologie elle-même nous apporterait une preuve des plus convaincantes : la couche exodermique ne recouvrirait pas seulement la surface extérieure du corps ; elle se prolongerait dans l'épaisseur des septa (c'est-à-dire sur la surface de soudure des dactylozoïdes) jusqu'au bord libre du repli mésentéroïde, et c'est elle qui viendrait constituer la bande médiane de l'ourlet mésentérique, bourrée de nématocystes. Il est juste d'ajouter que cette origine exodermique est fortement mise en doute par un grand nombre d'embryogénistes.

La Paléontologie semblait infirmer ces résultats. Les premiers Hydrocoralliaires typiques apparaissent dans le Crétacé supérieur et ne peuvent nullement être considérés comme les ancêtres des Rugueux, qui sont déjà nombreux dans le Cambrien. Mais l'étude, faite récemment par Nicholson, du groupe des *Stromatopores* a montré que dans le Silurien existaient des formes analogues aux Hydractinies, et d'autres, voisines des Millépores. Il ne reste plus qu'un hiatus entre ces Milléporoïdes et les Rugueux; mais l'étude du groupe est de date si récente qu'il est permis d'espérer que cette lacune sera comblée.

A quoi correspond maintenant le squelette des Coralliaires? Il est clair

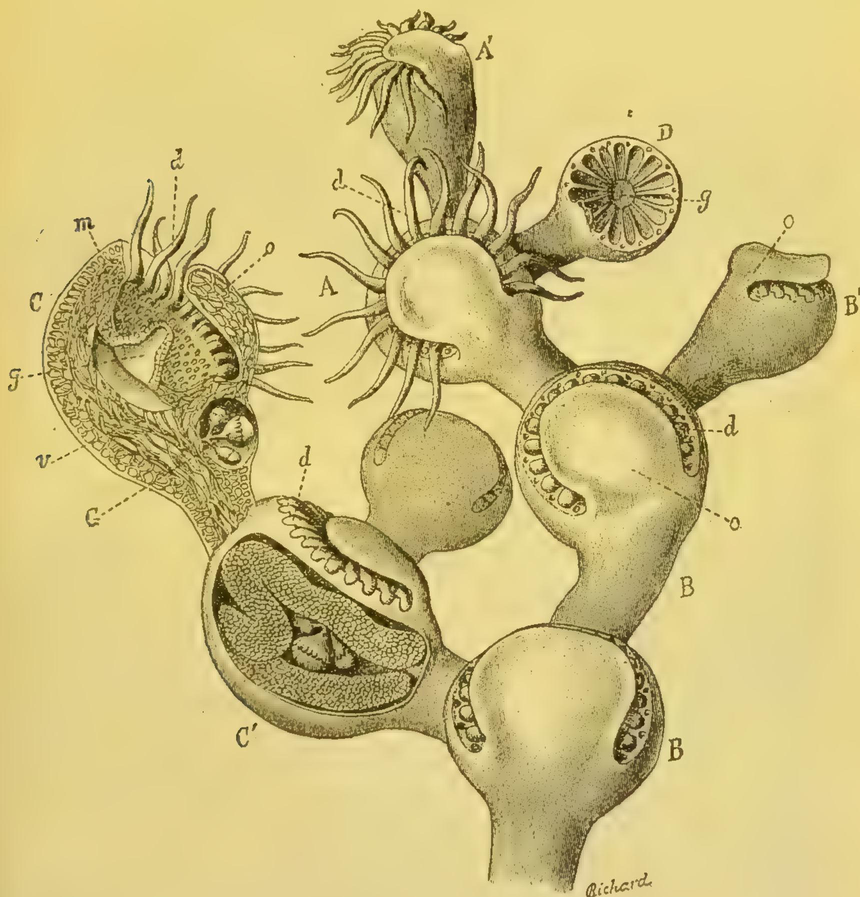


Fig. 136. — *Crypthohelia pudica*, Milne-Edwards et Haime, grossie 3 fois. — A, cycle montrant les polypes épanouis ; A', un pareil cycle, vu de profil ; B, un cycle avec les polypes rétractés ; C, coupe axiale d'un cycle ; C', coupe d'un cycle renfermant une larve ; D, cycle dont l'opercule a été coupé et les parties molles partiellement enlevées, pour montrer la disposition générale ; *g*, gastrozoïde ; *d*, dactylozoïde ; *o*, opercule ; *v*, canaux.

que leurs lames, qui correspondent au centre d'un tentacule, ne peuvent en aucune façon être assimilées aux cloisons des Hydrocoralliaires, lesquelles sont placées entre deux dactylozoïdes. En réalité, deux choses sont à distinguer dans le calice du Coralliaire. D'après de Lacaze-Duthiers, un tel calice naît en effet comme formé de deux parties indépendantes : la muraille et les lames se forment d'une façon tout à fait distincte. La muraille peut être considérée, d'après la théorie énoncée plus haut, comme représentant les parties extérieures des calices des dactylozoïdes. Les lames et la columelle ont une toute autre origine. En effet dans de nombreux genres d'Hydro-

coralliaires, Moseley a décrit de petites pièces calcaires, correspondant aux divers individus, et ayant la forme d'une colonnette pointue. Il leur a donné le nom de *gastrostyles* et de *dactylostyles*. Ces derniers sont aplatis, et rayonnent autour du gastrostyle. Ils séparent en deux moitiés la loge du dactylozoïde, et vont se souder à la muraille extérieure. Ces pièces sont donc, en forme et en position, respectivement correspondantes à la columelle et aux lames des Coralliaires. Nous sommes par suite autorisés à les y assimiler.

§ 6. — *Constitution des Cténophores.*

Les Cténophores (1) sont des Cœlentérés pélagiques, transparents, ne formant jamais de colonie. Les plus typiques ont une

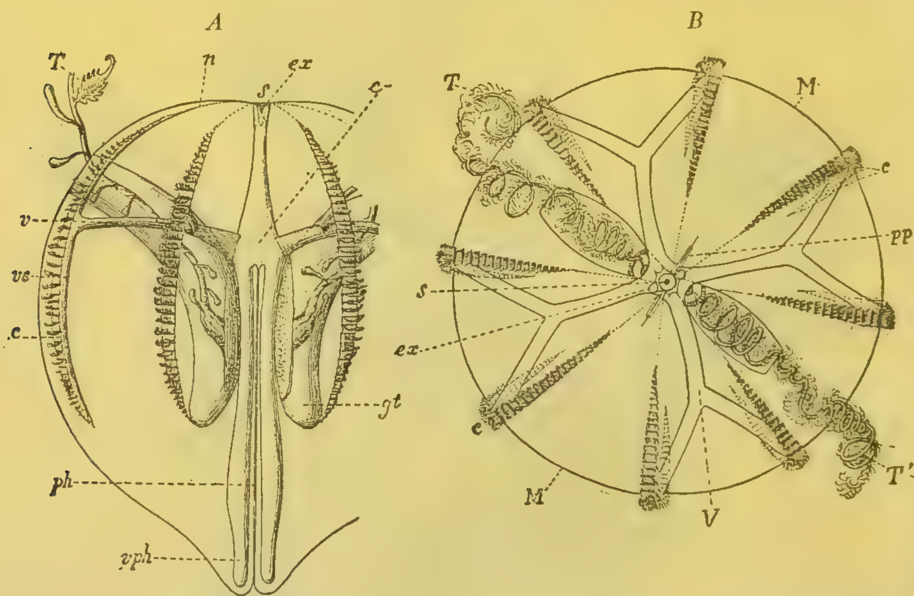


Fig. 137. — *Hormiphora plumosa*, Sars. — A. Coupe optique de l'animal suivant le plan sagittal. — B. Coupe optique de l'animal, vu par le pôle supérieur : T, T', tentacules déterminant le plan sagittal ; MM', plan latéral ; *ph*, pharynx ; *vph*, vaisseaux du pharynx ; *e*, entonnoir ; V, canaux primitifs ; *v*, canaux secondaires ; *vc*, canaux costaux ; *c*, côtes, portant les rangées de palettes natatoires ciliées ; *n*, bandes nerveuses ; *pp*, plaques polaires, situées dans le plan latéral ; *s*, pôle sensoriel ; *ex*, orifices terminaux de l'appareil gastrovasculaire ; *gt*, gaîne du tentacule (Chun).

forme ovale (fig. 137), la bouche se trouve à l'un des pôles et leur corps peut se diviser en quatre quadrants égaux par deux plans de symétrie passant par l'axe longitudinal. L'un de ces plans (TT') porte le nom de *plan sagittal* et divise le corps en deux moitiés, droite et gauche ; l'autre est le *plan latéral* (MM) et sépare la moitié dorsale de la moitié ventrale.

(1) Chun, *Die Ctenophoren des Golfes von Neapel*, Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Leipzig, 1880. — R. Hertwig, *Uber den Bau der Ctenophoren*, J. Z., t. XIV, 1880.

Le corps peut s'aplatir latéralement, en s'allongeant suivant le plan latéral. Chez les *Cestes* (fig. 138), il arrive à former un long ruban dépassant parfois 1 mètre de lon ueur. Enfin, dans

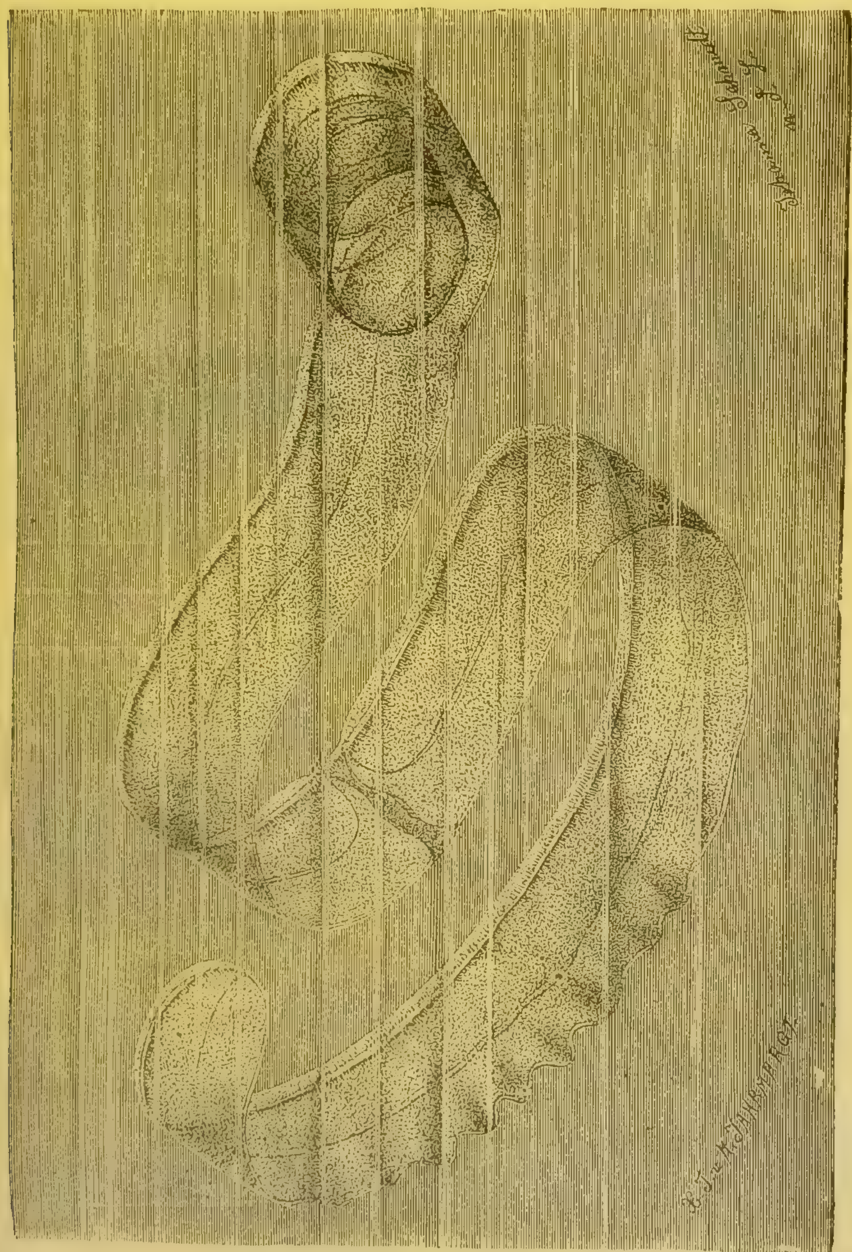


Fig. 138. — *Cestum Veneris*, Lesueur, nageant.

d'autres cas, il peut présenter des lobes aliformes, qui ne jouent d'ailleurs aucun rôle dans la locomotion.

Le fait le plus saillant de la morphologie extérieure est la présence de 8 rangées longitudinales de *palettes natatoires* (fig. 137, *c*), placées deux dans chaque quadrant; l'une est sagittale, l'autre latérale; elles sont tantôt toutes semblables, tantôt au contraire de

longueur différente. Ces palettes sont les principaux organes du mouvement; elles sont formées de cils agglutinés, d'une longueur relativement très grande, que portent des cellules ectodermiques, formant des bourrelets saillants tout le long du méridien où sont insérées les palettes. Celles-ci sont mobiles au gré de l'animal qui nage toujours la bouche en arrière.

Outre ces organes caractéristiques, il existe également dans tout le corps des fibres musculaires sous-ectodermiques, dont la contraction peut contribuer puissamment à la locomotion. C'est le cas notamment pour les *Cestes* (fig. 138), où ces mouvements amènent des ondulations du corps, pareilles à celles du serpent.

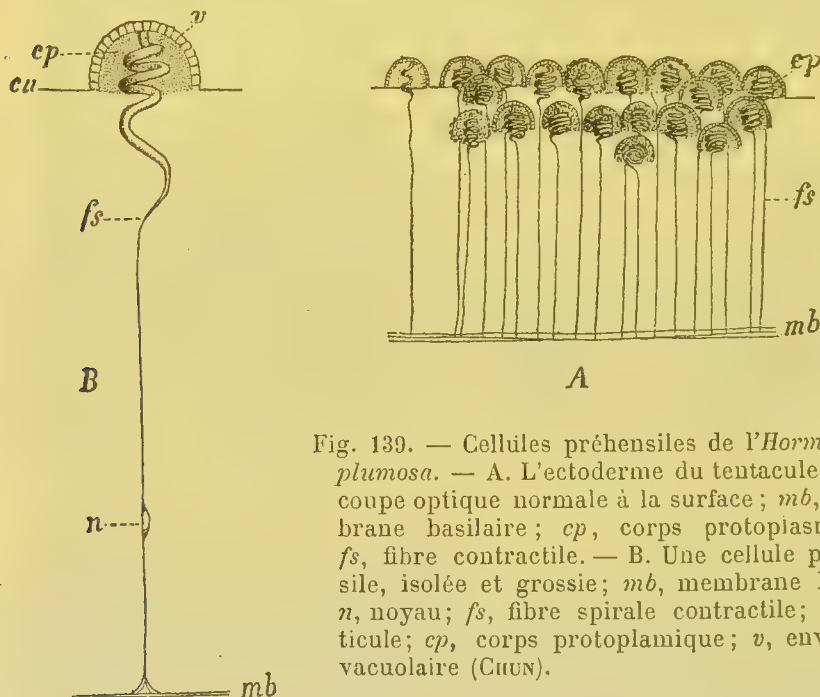


Fig. 139. — Cellules préhensiles de l'*Horniphora plumosa*. — A. L'ectoderme du tentacule, vu en coupe optique normale à la surface ; *mb*, membrane basilaire ; *cp*, corps protoplasmique ; *fs*, fibre contractile. — B. Une cellule préhensile, isolée et grossie ; *mb*, membrane basale ; *n*, noyau ; *fs*, fibre spirale contractile ; *cu*, cuticule ; *cp*, corps protoplamique ; *v*, enveloppe vacuolaire (Chun).

Les nématocystes manquent chez les Cténophores, sauf chez l'*Euchlora rubra*. Ils sont remplacés par des *cellules préhensiles* (fig. 139). Ces cellules sont portées à l'extrémité d'un filament contractile, enroulé en spirale, mais déroulable comme le pédoncule d'une Vorticelle. Elles ont la forme d'un éventail, et sécrètent à leur périphérie une substance gluante. Lorsque ces cellules viennent à être lancées sur une proie, la gelée s'y attache et la capture.

Ces cellules préhensiles se rencontrent exclusivement sur deux *tentacules*, deux filaments pêcheurs à axe solide gélatineux, placés dans le plan sagittal (fig. 137, T). Ces tentacules, qui ne manquent que chez les *Beroë* (fig. 140) et les animaux voisins, sont éminemment contractiles, et peuvent souvent se retirer complè-

tement dans deux cavités latérales. Ils ne sont pas ramifiés et ne portent que des franges. Chez les *Lobés*, il s'y ajoute de nombreux tentacules accessoires.

L'*ectoderme* général est formé de cellules plus ou moins fusionnées, par suite de la disparition de leur membrane, au milieu desquelles s'aperçoivent des cellules glandulaires et des cellules sensorielles ciliées. Chez le *Ceste*, on y trouve encore des cellules chromatiques qui donnent à l'animal irrité une belle couleur bleue.

Appareil gastro-vasculaire. — La *bouche* est située à l'une des extrémités de l'axe. En général petite, elle offre, chez les *Beroë*, d'énormes dimensions. Elle conduit dans un tube tapissé d'ectoderme, auquel on donne le nom de *pharynx* (fig. 137, *ph*) et qui se continue par l'*entonnoir* (*e*). C'est la véritable cavité digestive, d'origine endodermique.

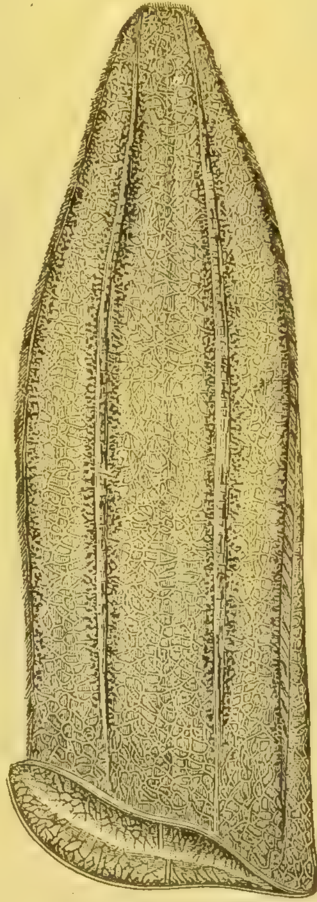


Fig. 140. — *Beroë Forskalii* Chun (Milne-Edwards).

C'est de là que partent les *canaux gastro-vasculaires*. Ils prennent leur origine dans deux troncs horizontaux (V), qui se bifurquent chacun deux fois dans le même plan horizontal (fig. 137, B). De là 8 branches terminales, deux dans chaque quadrant; ce sont ces 8 branches qui donnent naissance aux 8 canaux longitudinaux, lesquels sont exactement sous-jacents aux bandes de palettes natatoires, et présentent les mêmes variations. Ces *canaux costaux* se terminent en culs-de-sac à leurs deux extrémités. Ce système est complété par deux autres vaisseaux partant des troncs gastro-vasculaires primitifs, et se dirigeant parallèlement au pharynx (*vph*). Ce sont les *vaisseaux pharyngiens*.

Deux petits vaisseaux partent en outre de l'entonnoir et se rendent aux deux tentacules; mais, arrivés à leur base, ils se renflent chacun en deux ampoules, sans se prolonger dans le tentacule. L'entonnoir se prolonge vers le pôle aboral, par un tube qui se divise lui-même bientôt en 4 branches, une dans chaque quadrant : deux d'entre elles sont closes en cul-de-sac, les deux autres s'ouvrent par un petit orifice, habituellement clos, mais

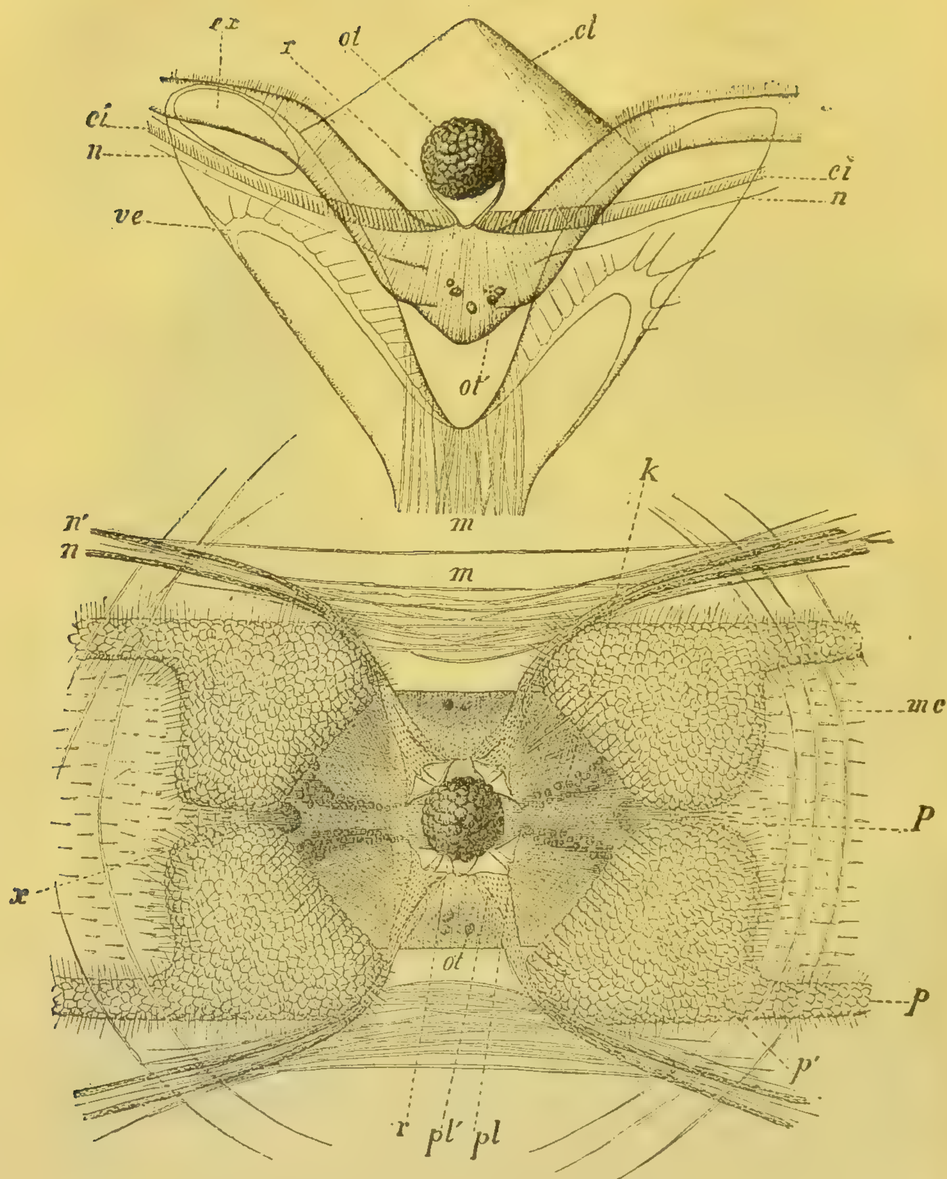


Fig. 141. — A. Vue de profil (plan latéral) de la région aborale du *Cestum Veneris* : *m*, muscles longitudinaux du vaisseau de l'entonnoir; *ve*, branches du vaisseau de l'entonnoir se terminant à droite en cul-de-sac et à gauche par l'orifice excréteur, *ex*; *ci*, cils vibratiles; *n*, gouttière ciliée (nerf?) se continuant par les côtes lamellifères ; *ot*, amas d'otolithes; *ot'*, otolithes en voie de formation ; *r*, ressorts; *cl*, cloche.

B. Vue de face du pôle aboral de l'*Eucharis multicornis*, Eschsch. ; *m*, muscles courant au-dessous des gouttières ciliées ; *mc*, muscles circulaires ; *x*, orifices excréteurs; P, champ polaire; *p*, *p'*, plaques polaires, bourrelets limitant le champ polaire ; *n* et *n'*, gouttières ciliées (nerfs?) correspondant aux deux côtes d'un quadrant et se réunissant deux à deux avant d'arriver au pôle, elles s'élargissent à leur extrémité, *pl*, *pl'*, et aboutissent aux ressorts ; *k*, amas de granulations limitant les deux sillons qui permettent l'entrée de l'eau de mer dans la cloche ; *r*, ressorts supportant la masse d'otolithes; *ot'*, otolithes en formation (Chun).

pouvant livrer passage à l'eau et aux substances non digérées.

Système nerveux. — Ces quatre petites branches entourent une vésicule spéciale, exactement placée au pôle aboral, et où on reconnaît un otocyste et le système nerveux central. Son étude a été faite avec grand soin par Chun, qui en a tiré d'intéressantes conclusions, relatives à l'anatomie générale du système nerveux.

L'extrémité aborale (fig. 141) présente en son centre une dépression tapissée de hautes cellules flagellées : c'est le *champ polaire*, généralement hexagonal. Il porte, correspondant à chacun des quatre quadrants, quatre lamelles saillantes recourbées et formées par des cils vibratiles agglutinés (*r*). Ces lamelles fonctionnent comme des ressorts, et supportent un amas sphérique d'otolithes, qui se balance à leur sommet (*ot*). Il est recouvert par une cloche (*cl*), formée de 4 lamelles minces et transparentes, qui se soudent par leurs bords. La cavité de la cloche communique avec l'extérieur par deux sillons creusés dans le champ polaire. Le rôle sensoriel de cet organe compliqué semble évident.

De chacun des ressorts part, dans la direction d'un méridien, une gouttière ciliée (*pl*, *pl'*) qui, à sa sortie du champ polaire, se bifurque (*n*, *n'*), et se continue par les côtes qui portent les palettes natatoires.

Les cellules ciliées se continuent identiques dans toute l'étendue des bandes ciliées, et les ressorts eux-mêmes semblent devoir être considérés comme des palettes modifiées. De plus, les mouvements des palettes natatoires sont sous la dépendance évidente de l'organe sensoriel ; le mouvement part du pôle sensoriel et se propage de proche en proche sur toute la longueur de la bande. Aussi Chun a-t-il proposé de considérer cette région sensorielle comme un centre nerveux et les gouttières ciliées comme des nerfs. Le système nerveux resterait alors à un état très primitif : il n'existerait aucune différenciation en fibres et cellules ; les cellules nerveuses seraient de simples cellules ectodermiques, placées côte à côte, sans aucune connexion ni avec les cellules profondes ni avec les cellules musculaires.

Organes génitaux des cténophores. — Les Cténophores sont hermaphrodites. Les produits sexuels se développent dans les parois des vaisseaux costaux, où ils forment des bandes allant d'une extrémité à l'autre. La disposition est d'ailleurs assez variable, relativement au partage des œufs et des spermatozoïdes. Ces éléments s'échappent dans les canaux gastro-vasculaires et sortent par la bouche.

Affinités zoologiques des cténophores. — Les rapports phylogénétiques des Cténophores ont été pendant longtemps tout à

fait obscurs, au point que quelques auteurs ont proposé d'en faire un groupe à part. La vie pélagique et le genre de locomotion les rapprochent bien des Méduses. Le tissu mésodermique présente de grandes analogies dans les deux groupes. Mais était-ce là un rapport d'adaptation au même milieu, un phénomène de convergence, ou un rapport de parenté réelle?

Les Méduses du *Challenger* étudiées par Hæckel (1) sont venues resserrer ces liens, et, en établissant des formes de passage, ont montré qu'il ne fallait réellement voir dans les Cténophores que des Méduses modifiées.

Une Méduse rapportée par le chalut du *Challenger*, et se rattachant aux Cuboméduses, le *Tesseranthe connectens*, présente des épaulettes saillantes, couvertes de plaques vibratiles pareilles à celles des Cténophores. La *Ctenaria Ctenophora* est plus remarquable encore. Proche parente des *Cladonema*, elle présente avec les Cténophores de curieux points de ressemblance. Elle possède comme eux un entonnoir et deux tentacules, qui peuvent se contracter dans des cavités creusées dans l'épaisseur de l'ombrelle. Enfin, suivant huit méridiens, sont développées huit côtes, couvertes de cils vibratiles, qui complètent l'analogie. Hæckel conclut avec vraisemblance, de ces caractères, que les Cténophores sont proches parents des Méduses Craspédotes.

(1) Hæckel, *Urspung und Stammverwandschaft der Ctenophoren*, Sitzungsber. der Jena. Gesellsch., 1879.

CHAPITRE VI

ÉCHINODERMES (1)

CLASSIFICATION

CLASSE I. — STELLÉRIDES (2).

I. O. Forcipulés. — *Asterias*, *Heliaster*; *Brisinga*, etc.

II. O. Spinifères. — *Echinaster*, *Solaster*, *Asterina*, etc.

III. O. Valvulés. — *Linckia*, *Culcita*, *Pentagonaster*, etc.

IV. O. Paxillifères. — *Astropecten*, *Linckia*, etc.

CLASSE II. — OPHIURIDES (3).

I. O. Ophiures. — *Ophiura*, *Ophioglypha*; *Amphiura*, *Ophiothrix*; *Ophiomyxa*, etc.

II. O. Euryales. — *Astrophyton*, etc.

CLASSE III. — ÉCHINIDES (4).

I. O. Réguliers.

I. S.-O. — ***Cidaridiens.*** — *Dorocidaris*, *Cidaris*, etc.

II. S.-O. — ***Ectobranches.*** — *Echinothuria*; *Salenia*; *Diadema*; *Temnopleurus*, *Echinus*, *Toxopneustes*; *Strongylocentrotus*, *Sphærechinus*, etc.

II. O. Clypéastroïdes. — *Echinocyamus*, *Clypeaster*, *Scutella*, *Galerites*, etc.

III. O. Spatangoïdes. — *Echinoneus*, *Echinolampas*; — *Dysaster*, *Spatangus*, *Schizaster*, etc.

CLASSE IV. — HOLOTHURIDES (5).

I. O. Ambulacraires. *Cucumaria*, *Psolus*, *Phyllophorus*; *Rhopalodina*; *Holothuria*, *Mülleria*, etc.

II. O. Elasipodes. — *Psychropotes*, *Oneirophanta*, etc.

III. O. Apodes. — *Synapta*, etc.

CLASSE V. — CRINOIDES (6). — *Antedon*, *Eudiocrinus*; *Pentacrinus*, etc.

(1) Ludwig. *Morphologische Studien an den Echinodermen*, Z. W. Z., t. XXVII-XXXVII, 1876-1882. — H. Carpenter, *On the apical and oral Systems of Echinoderms*, Q. J. 1880, et nombreux mémoires dans Q. J. — Hamann, *Beiträge zur Histologie der Echinodermen*, Z. W. Z., t. XXXVIII, 1883; 2e partie, Jena, 1889. — Edmond Perrier, nombreux mémoires dans A. Sc. N., A. Z. E. et Arch. Mus.

(2) Cuénot, A. Z. E., 2e série, t. V *bis*, suppl. 1887. — Edm. Perrier, A. Z. E., t. IV et V, 1875, 1876.

(3) Lange, *Beiträge zur Anatomie der Asteriden und Ophiuriden*, M. J., t. II, 1870.

(4) Lyman, *Challenger Reports*, t. V, 1882. — Prouho, A. Z. E., 2e série, t. VI, 1888.

(5) Hérouard, A. Z. E., 2e série, t. VII, 1889.

(6) Carpenter, *Challenger Reports*, t. XI, 1884. — E. Perrier, *Organisation d'Antedon Rosacea*, Arch. Mus., 1888, 1890.

Les ÉCHINODERMES étaient réunis par Cuvier avec les Cœlentérés, dans l'embranchement des Zoophytes ou Rayonnés, à cause de leur symétrie radiaire. Leuckart, le premier, a montré qu'ils constituaient un embranchement distinct. Il constata que la symétrie rayonnée est beaucoup moins parfaite dans les types actuels que ne l'avait fait croire un examen superficiel de la forme extérieure, et qu'elle n'est jamais entièrement réalisée dans la disposition des organes internes. L'organisation générale porte l'empreinte d'une différenciation bien plus élevée que celle des Cœlentérés. Une cavité générale apparaît, tout à fait distincte du tube digestif, qui acquiert lui-même une autonomie complète. Les divers appareils, que nous allons retrouver désormais dans les animaux plus élevés, s'individualisent pour la première fois.

A tous ces titres, les Échinodermes s'élèvent notablement au-dessus des êtres déjà étudiés, et méritent de constituer un embranchement spécial. Cet embranchement n'a d'ailleurs, à part le rappel de la symétrie radiaire, rien de commun avec celui des Cœlentérés. On n'y retrouve aucun des caractères spéciaux à ces derniers, ni les nématocystes, ni le développement extrême de l'ectoderme, ni la réduction concomitante du mésoderme.

Ce n'est donc pas chez les Polypes qu'il faut chercher l'origine des Échinodermes. Le problème qui se pose ici est un des plus embarrassants que présente l'Anatomie comparée.

Les Échinodermes que nous connaissons sont déjà, même en s'adressant aux fossiles des terrains les plus anciens, des organismes hautement différenciés, et qui n'ont pu apparaître qu'après une longue suite de générations d'une organisation plus simple. On n'a, à l'heure actuelle, aucune idée précise de la morphologie de ces types ancestraux.

On a cru pouvoir dire — en se basant sur la symétrie bilatérale très nette que présentent les parties constitutives qui, associées en cercle, forment le corps de ces animaux, — que les Échinodermes descendaient d'organismes analogues à des Vers, et qu'une Étoile de mer, par exemple, pouvait être considérée comme résultant de l'association d'un certain nombre de Vers, soudés ensemble par leur tête, et divergeant ensuite. Mais ce sont là des affirmations un peu hasardées que n'ont pas confirmées les résultats acquis par l'étude de l'anatomie des Échinodermes. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons faire dériver l'organisation des Échinodermes de celle d'aucun autre type connu. Les Échinodermes constituent donc pour nous une série absolument indépendante.

§ 1. — *Morphologie extérieure.*

Le corps des Échinodermes se compose typiquement de parties semblables disposées régulièrement autour d'un axe (fig. 142).

A l'une des extrémités de cet axe, se trouve, à de rares exceptions près, l'orifice buccal. Très souvent aussi l'anus est à l'autre extrémité.

Dans le plus grand nombre des types actuels, les parties constituantes ainsi assemblées sont au nombre de cinq, mais elles peuvent être en plus grand nombre. On peut, avec Hæckel, appeler chacune d'elles un *antimère*.

De cette disposition, découlent un certain nombre de propriétés géométriques : en supposant le cas typique de cinq antimères, on constate que le corps présente autant de plans de symétrie qu'il

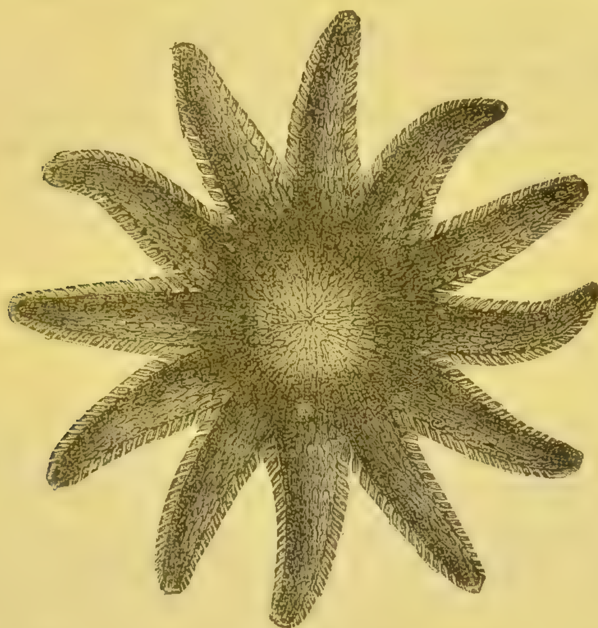


Fig. 142. — *Solaster* (*Crossaster*, M. et Tr.) *papposus*.

y a d'antimères; d'un côté de l'axe, ces plans passent entre deux antimères; de l'autre ils passent au milieu d'un antimère, qu'ils divisent en deux moitiés symétriques (1).

On désigne sous le nom de *radius* le demi-méridien qui occupe le milieu des antimères; *interradius*, le demi-méridien qui sépare deux antimères; d'après ce que nous avons dit, il est clair qu'un radius se continue par un interradius pour former un méridien complet (2). Les radius contiennent toujours un *tronc nerveux* et un *vaisseau ambulacraire*; ils se reconnaissent toujours à

(1) Ceci ne s'applique qu'au cas où il existe un nombre impair d'antimères; quand il y en a un nombre pair, le nombre des plans de symétrie est toujours égal à celui des antimères, mais ils sont de deux espèces : les uns séparent deux antimères, les autres passent par le milieu de deux antimères.

(2) Dans le cas précité, les radius et les interradius se correspondent dans le même méridien.

l'extérieur en ce qu'ils sont bordés par les *tubes ambulacraires* qui sont, comme nous le verrons, les organes de locomotion des Échinodermes.

La symétrie radiaire parfaite, telle que nous venons de la décrire, n'est jamais à la vérité entièrement réalisée. Même dans les Échinodermes les plus réguliers, il existe toujours des organes qui ne se répètent pas identiquement sur tous les antimères, qui restent uniques, sans même être contenus dans l'un quelconque des plans de symétrie. Tels sont, nous le verrons, la *plaque madréporique*, le *tube hydrophore*, d'autres encore. Mais on peut, à juste titre, ne tenir que peu de compte de ces modifications de second ordre, qui n'influent que relativement peu sur la symétrie générale du corps.

Il est bien rare qu'une symétrie parfaite persiste dans les types même les plus réguliers, et nous aurons, par la suite, bien des occasions de voir la symétrie des animaux que nous étudierons troublée dans une proportion autrement considérable, sans que le type général de structure puisse être considéré comme profondément modifié.

Nous admettrons donc que les Échinodermes typiques présentent une symétrie rayonnée.

Apparition de la symétrie bilatérale. — Mais il arrive souvent que l'un des antimères se développe beaucoup plus que les autres. Il y a dans ce cas une modification profonde de la symétrie, qui, de rayonnée, devient bilatérale.

La symétrie bilatérale peut s'accuser surtout nettement lorsque l'animal, au lieu de se mouvoir indistinctement sur l'un quelconque de ses rayons, se déplace seulement suivant le rayon impair. La bouche se porte à la partie antérieure du corps, et l'animal présente alors une face ventrale et une face dorsale, un côté droit et un côté gauche; il est absolument bilatéral (fig. 147 et 148).

Nous allons revenir avec plus de détails sur ces faits morphologiques si remarquables, en les étudiant dans chacune des classes d'Échinodermes; mais il importe d'abord de définir celles-ci.

Cinq classes d'Échinodermes existent à l'époque actuelle : les Stellérides ou *Étoiles de mer*, les Ophiurides, les Crinoides, les Échinides et les Holothurides. Elles se laissent facilement répartir en trois sous-embranchements :

1° Les Astéroides, comprenant les deux premières classes.

2° Les Crinoides, isolés des autres.

3° Les Échinoides, renfermant les Échinides et les Holothurides.

Morphologie extérieure des astéroides. — L'organisation des

ASTÉROIDES présente des caractères incontestables d'infériorité; le principal est l'*absence de l'appareil absorbant*, qui, dans les autres classes, se ramifie sur le tube digestif et porte dans le torrent circulatoire les produits absorbés à la suite de la digestion.

C'est aussi dans ce groupe que les antimères conservent, les uns par rapport aux autres, l'indépendance la plus grande. Ils ne sont souvent, en effet, soudés que par leur partie proximale, tandis que leur partie distale est libre, et constitue les *bras*, rayonnant autour de la partie centrale, le *disque*.

De là la forme d'étoile, si générale dans le groupe (fig. 142). Anatomiquement, ce fait peut s'exprimer en disant que les radius sont beaucoup plus grands que les interradius (1).

Chez quelques Stellérides, la coalescence peut devenir plus complète; en d'autres termes, les bras se raccourcissent tandis que le disque s'accroît, et on arrive, à la limite, à des formes exactement pentagonales (*Asterina gibbosa* et surtout *Culcita*, etc.).

Le nombre des bras est très généralement de cinq. Il peut cependant se multiplier notablement, dans un assez grand nombre de Stellérides (*Brisinga* [de 9 à 13], *Solaster* (fig. 142) [10-14], *Linckia* [7], *Heliaster* [30-40]) et dans quelques Ophiurides (*Ophiactis virens*) à 6 bras.

Les deux classes se distinguent l'une de l'autre par un caractère très net. Dans les STELLÉRIDES, chacun des bras constitue une partie essentielle du corps, et contient deux diverticules du tube digestif et deux glandes génitales. Aussi les bras sont-ils volumineux, et se continuent-ils avec le disque sans aucune espèce de solution. Sur le milieu de leur face ventrale, se trouve un sillon qui part du centre du disque et les parcourt dans toute leur longueur. C'est le sillon ambulacraire; il est bordé de chaque côté par une série de petits tubes terminés par une ventouse, qui servent à la locomotion de l'Etoile.

Chez les OPHIURIDES au contraire, les organes essentiels ont quitté les bras pour se concentrer dans le disque; ils ne présentent plus qu'une petite cavité canaliforme, communiquant avec la cavité générale. Ils sont étroits et grêles, et se distinguent nettement du disque d'où ils partent (fig. 143). Ce sont en somme des parties résiduelles, et nous sommes en présence d'un phénomène tout à fait analogue à celui que nous rencontrerons fré-

(1) Les longueurs relatives des radius et des interradius ont une grande importance pour la détermination spécifique; on l'exprime par le rapport $\frac{R}{r}$ qui peut varier de $\frac{15}{1}$ (*Brisinga*) à $\frac{1,2}{1}$ dans les espèces pentagonales (*Culcita*, etc.).

quemment chez les Artiozoaires, où la partie postérieure est progressivement abandonnée par les organes et forme la queue. Toutefois, ces bras ainsi réduits ont encore un rôle important qui explique leur constance absolue dans le groupe : ils constituent les organes de locomotion.

Le sillon ambulacraire existe encore, comme chez les Stellérides, mais il est recouvert par une série de plaques dermiques, et les tubes ambulacraires, au lieu de faire saillie sur la face ventrale, sortent sur les côtés des bras. Ils ne sont pas terminés par

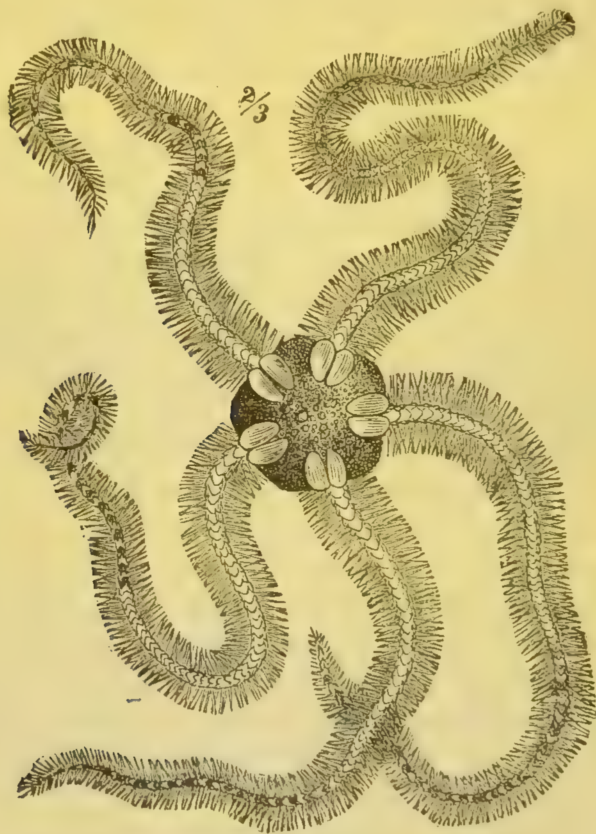


Fig. 143. — *Ophiothrix fragilis*. O. Fr. Müller.

une ventouse, et par suite, ne servent pas en général à la locomotion. Par contre, les bras sont formés d'une série de plaques calcaires articulées, et que l'on appelle, à cause de leur disposition, les *vertèbres*. Elles sont mobiles, et permettent aux bras de se mouvoir dans le plan du disque, en ondulant comme un serpent. Ce sont ces mouvements qui entraînent la locomotion de l'animal.

Une conséquence de cette régression organique est que les bras ne gardent pas toujours la simplicité originelle qu'ils ont constamment chez les Stellérides. Dans un petit nombre d'*Euryales* constituant la famille des *Astrophytidés* (fig. 144), ils se ramifient abon-

damment, soit par une dichotomie régulière (*Trichaster*), soit par une série de divisions sans ordre précis (*Astrophyton*).

Dans ce même groupe, les vertèbres des bras disparaissent à peu près complètement; les bras deviennent plus mobiles, et peuvent se replier sur le disque, de manière à devenir de vrais organes de préhension. C'est le type de différenciation maximum chez les Ophiurides.

La distinction des deux classes d'Astéroïdes, qui, à l'époque actuelle, est d'une grande netteté, est moins précise quand on remonte aux périodes géologiques primaires. Les formes sont alors



Fig. 144. — *Astrophyton verrucosum*. Lemck.

moins nettement distinctes; la séparation du disque et des bras est moins complète que dans les Ophiurides actuels. Aujourd'hui encore, les *Brisinga* établissent un trait d'union entre les deux groupes : les bras et le disque sont séparés, absolument comme chez les Ophiures; les premiers sont longs et grêles, et jusqu'à un certain point mobiles; toutefois le sillon ambulacraire est visible comme chez les Stellérides; la cavité des bras est remplie par de fins diverticules du tube digestif. Nous sommes donc en présence d'une vraie Étoile de mer, mais elle nous montre comment les Ophiurides ont dû dériver des Stellérides.

Morphologie des Échinides. — La classe des Échinides ou *Our-*

sins renferme les Échinodermes le plus complètement différenciés. Leur corps est soutenu par un squelette continu, formé de plaques solidement unies entre elles. La forme est ainsi absolument fixée.

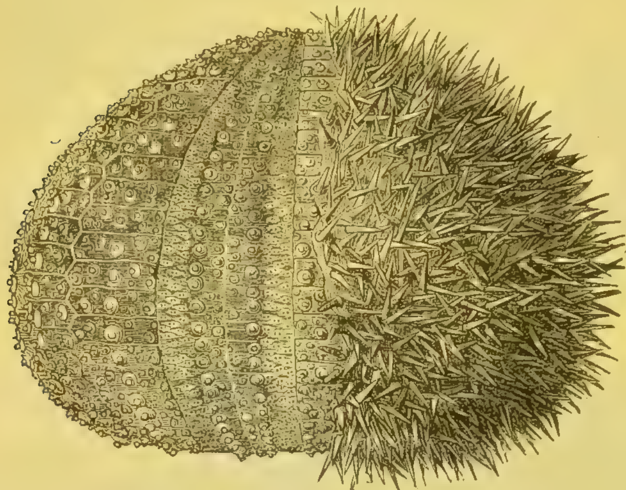


Fig. 145. — *Sphærechinus esculentus*, dont une partie du test a été débarrassée de ses piquants.

Les plus simples d'entre eux, les *Oursins réguliers*, ont la forme d'une sphère plus ou moins raccourcie suivant un de ses diamètres, qui est l'axe de l'animal (fig. 145). A l'une des extrémités se trouve la bouche, à l'autre l'anus. Ce dernier est entouré de deux cercles de cinq plaques, présentant chacune une ouverture. Les ouvertures des cinq plaques intérieures sont les pores génitaux; les autres, longtemps prises pour des yeux, livrent, nous le verrons, passage à un nerf. L'ensemble de ces plaques calcaires porte le nom d'*appareil apical*.

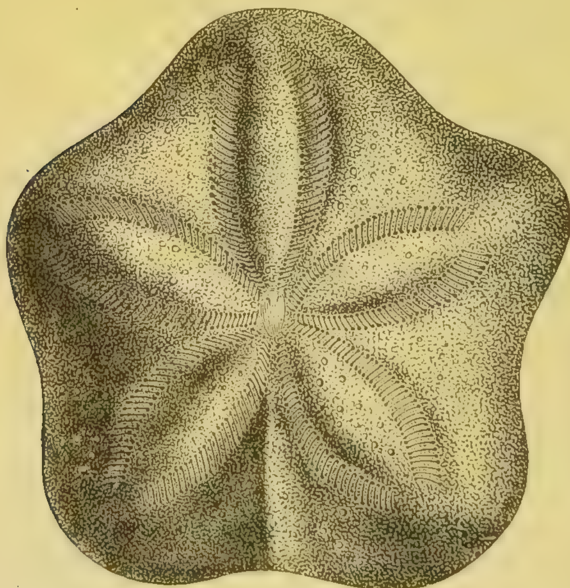


Fig. 146. — *Clypeaster scutellatus*.

La *face orale* qui peut aussi s'appeler face inférieure, puisque l'animal repose toujours sur elle, est plate; la face aborale est au contraire bombée.

Les vaisseaux ambulacraires sont placés comme toujours dans les radius, ils sont bordés de chaque côté par une double rangée de pores percés dans les plaques du squelette, et donnant issue aux tubes ambulacraires; ces bandes vont, sans interruption, de l'appareil apical au péristome. Elles constituent les *ambulacres*.

Dans l'ordre des *Clypeastroïdes*, cette symétrie rayonnée s'atténue, pour faire place à la symétrie bilatérale (fig. 146). Le corps s'aplatit en forme de bouclier. L'anus quitte le sommet du corps et descend vers la face ventrale; tous les stades de son déplacement le long de l'interradius postérieur peuvent se rencontrer dans la série des genres. La bouche reste toujours au centre de la face inférieure. Les ambulacres ne se montrent qu'à la face supérieure. Ils ont une forme lancéolée, et sont réunis en une rosette autour de l'appareil apical, qui, malgré le déplacement de l'anus, est resté au sommet du corps. On dit que les ambulacres sont *pétaloïdes*.

Il existe, on le voit, un plan de symétrie longitudinal, suivant lequel le corps est généralement allongé. Ce dernier présente un côté antérieur et un côté postérieur où se trouve l'anus. L'un des cinq ambulacres est impair, et antérieur. Un plan transversal passant par le sommet de l'appareil apical divise le corps de l'Oursin en deux régions : l'une, antérieure, comprenant trois ambulacres, est le *trivium*; l'autre, postérieure, qui n'en contient que deux, est le *bivium*. Ces deux régions présentent dans leur structure, notamment dans la forme des plaques calcaires qui les soutiennent, des différences qui se retrouvent chez les Oursins Réguliers; elles permettent d'orienter le corps de ceux-ci, par rapport à un plan de symétrie, et d'y retrouver le *bivium* et le *trivium*. Nous verrons, en parlant du squelette, quelle règle est suivie à cet égard.



Fig. 147. — *Schizaster*, vu par la face ventrale. En haut la bouche et sa lèvre inférieure, où arrivent les cinq ambulacres; en bas, l'anus.

Chez les *Spatangoïdes*, la symétrie bilatérale existe, encore plus nette (fig. 147). La bouche a quitté le milieu de la partie inférieure du corps, pour se porter en avant. Elle a la forme d'une fente transversale, partiellement recouverte par la lèvre postérieure, qui s'étend en forme de bec au-dessus d'elle et qui est soutenue par l'une des plaques de l'interambulacre impair. Il résulte de cette disposition de la bouche, que la face inférieure du corps est presque entièrement formée par le *bivium*. Celui-ci, en effet, partant de l'appareil apical, forme la région postérieure de la face dorsale, se réfléchit au bord postérieur du corps et s'étend ensuite sur la face ventrale pour se terminer à la bouche.

Les ambulacres sont assez variables. Généralement, les quatre

ambulacres pairs sont pétaloïdes, l'ambulacre antérieur étant simplement rubané. Mais celui-ci peut aussi être pétaloïde; plus rarement (*Echinoneus*, *Neolampas*, *Homolampas*, etc., presque tous des grands fonds) les cinq ambulacres sont simples et rubanés. Ce fait est fréquemment réalisé dans les formes fossiles; ce qui nous permet de conclure que c'est là la disposition primitive, et que les ambulacres pétaloïdes sont un résultat de perfectionnement.

Oursins a tégument non rigide. — Les découvertes faites dans les grands fonds ont mis au jour un type tout spécial d'Oursins réguliers, qui semblait perdu depuis l'époque crétacée, où il est représenté par les *Échinothurides*. Les plaques du test, au lieu d'être intimement unies les unes aux autres, et de constituer une enveloppe rigide, sont imbriquées et peuvent chevaucher de façon à permettre une certaine mobilité. Ce sont des Oursins mous, qui, pour tout le reste, ressemblent aux Oursins réguliers, surtout le genre *Calveria*, dont l'aspect extérieur n'offre rien de particulier. Les *Phormosoma* s'en éloignent davantage. Ils marchent toujours, en effet, sur la même région du corps, et il se constitue dès lors une face ventrale, qui diffère notablement de la face dorsale par son ornementation et surtout par ses appendices, au moyen desquels l'animal court à la surface de la vase.

Morphologie des Holothurides. — Ces Oursins mous nous expliquent comment a pu se réduire le squelette rigide de l'Oursin, de façon à nous faire arriver aux Holothurides. Ceux-ci, sous certains rapports, très analogues aux Échinides, sont particulièrement remarquables par l'absence de squelette proprement dit et la mollesse de leurs téguments. Leur corps a la forme d'un sac allongé (fig. 148); certaines d'entre elles ressemblent tellement à des Vers, notamment aux *Géphyriens*, qu'on a très longtemps réuni ces deux classes dans un même groupe. Leurs téguments sont mous, mais coriaces, grâce à la présence de nombreux spicules calcaires incrustés dans leur épaisseur. Dans certains cas (*Ocnus*, *Psolus*), il existe des plaques calcaires bien développées et même (*Echinocucumis*) des piquants; ce qui rappelle la constitution des Oursins mous, que nous venons d'étudier. La bouche est entourée de tentacules des formes les plus diverses, parfois abondamment ramifiés.

Dans les Holothuries qui vivent enfermées dans le sable (*Synapta*) et la plupart de celles qui rampent sur les roches et les algues de nos côtes, la symétrie rayonnée est, malgré l'allongement du corps, parfaite; l'anus est terminal, et les différents fuseaux du corps absolument semblables. Mais les *Mülleria* et les *Psolus* se meuvent toujours sur la même face; celle-ci se différencie

alors (fig. 149), et forme une sole ventrale adaptée à la locomotion; cette face correspond au *trivium* et présente trois ambulacres, un médian et deux latéraux (1). Les deux ambulacres du



Fig. 148. — *Cladodactyla crocea*. Tentacules et ambulacres épanouis. Sur le corps sont fixés des jeunes, qui se développent ainsi près de leur mère.

bivium, devenus inutiles pour la locomotion, n'ont plus qu'un petit nombre de tubes ambulacraires (*Mülleria*) ou même les perdent entièrement (*Psolus*). La bouche devient dorsale pour permettre

(1) Il est à noter que c'est précisément la disposition inverse de celles que présentent les Oursins irréguliers.

à l'animal de prendre au passage les petits êtres qui passent au-dessus de lui, et qui sont entraînés par le tourbillon des cils vibratiles des tentacules.

Les explorations sous-marines ont étendu la liste de ces Holothuries rampantes. Elles ont pris un remarquable développement dans les grands fonds, et se sont adaptées mieux encore que les précédentes à la reptation sur la vase : l'ambulacre médian disparaît; les tubes ambulacraires latéraux s'allongent, ou se disposent suivant une seule série. En même temps, comme cela arrive toujours lorsque l'adaptation des organes est complète, leur nombre se régularise, et devient constant pour chaque espèce. Les tubes ambulacraires supérieurs disparaissent (*Psychropotes*, *Peniagone*), ou, au contraire, s'allongent énormément et deviennent des organes du toucher (*Oneirophanta*, etc.). Comme l'animal mange la vase sur laquelle il rampe, la bouche est ici toujours tournée vers le bas, soit qu'elle s'ouvre sur la face ventrale, soit que l'extrémité du corps qui la porte soit coudée et se recourbe inférieurement (*Peniagone*). Dans les *Psychropotes*, la partie postérieure du corps est abandonnée par les viscères, et devient une véritable queue, que l'animal relève en élégant panache au-dessus de lui. C'est là un fait assez général, dans les animaux construits pour la marche, que cette tendance des organes à abandonner la partie postérieure du corps pour se concentrer en avant. Il a été mis en lumière par Dana et constitue la *céphalisation*. Nous en verrons d'intéressants exemples à propos des Arthropodes et des Vertébrés. Il nous montre combien est complète la modification de la symétrie de l'animal, et nous prouve l'énorme influence qu'ont les conditions mécaniques dans lesquelles vit un être, sur sa forme et les traits généraux de son organisation.

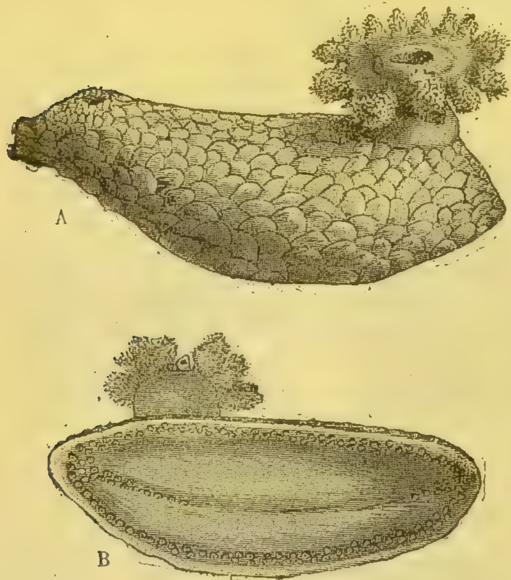


Fig. 149. — *Psolus* (*Cuvieria*) *squamatus*. — A. L'animal vu de trois quarts, de manière à montrer sa face dorsale ; à droite la cheminée orale et les tentacules ramifiés ; à gauche l'anus. — B. Le même, vu du côté opposé, pour montrer les trois ambulacres de la sole ventrale ; le médian est très réduit.

La symétrie bilatérale peut d'ailleurs se produire chez les

Holothuries des grands fonds par un tout autre procédé. C'est celui que nous offrent les Holothuries qui vivent dans la vase.

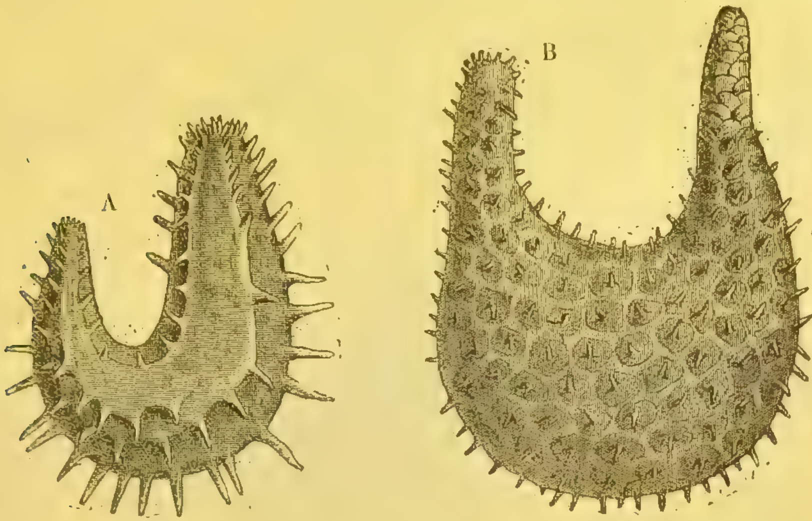


Fig. 150. — A. *Siphothuria incurvata*, E. P. (90 m. de profondeur). B. *Hypsilothuria attenuata*, E. P. (800 m. de profondeur) (Edm. Perrier).

Leur corps se recourbe en forme d'U, de manière que la bouche et l'anus, situés aux deux extrémités, sortent seuls de la vase. Chez les *Siphothuria* (fig. 150 A), il reste cylindrique et n'offre d'autre modification que cette courbure. Chez les *Hypsilothuria* (fig. 150 B), la partie moyenne du corps, qui forme la base de l'U, se renfle et prend la forme d'une masse ovoïde où s'implantent deux tubes portant la bouche et l'anus. Enfin chez les *Rhopalodina* (fig. 151), connues depuis longtemps, et qui vivent sur les côtes du Gabon, les deux tubes sont soudés, et l'animal prend la forme d'une bouteille dont le goulot a deux orifices.

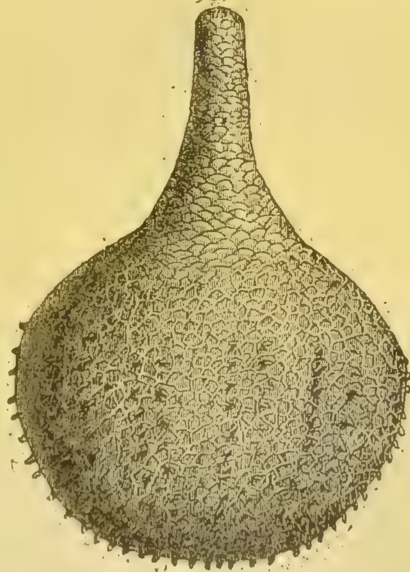


Fig. 151. — *Rhopalodina Heurteli*, E. P. littorale au Gabon (E. Perrier).

La symétrie bilatérale est donc apparue ici d'une tout autre manière et pour une cause tout à fait différente des cas précédents. C'est, au contraire, à la vie sédentaire de l'animal qu'elle est due, et c'est là un exemple frappant des erreurs où pourrait conduire, en morphologie, la généralisation trop hâtive de principes établis.

Morphologie des Crinoïdes. — Les Crinoïdes semblent au premier abord devoir se rattacher étroitement aux Astéroïdes, surtout si l'on prend comme type le genre *Antedon*, ou les genres littoraux voisins, qui ont été longtemps les seuls connus à l'état vivant, et dont le corps affecte aussi la forme d'une étoile, composée d'un disque central, portant des bras rayonnants. Mais en réalité, ils constituent une classe tout à fait à part, bien différente,



Fig. 152. — *Pentacrinus caput Medusæ.* — *a*, l'animal entier, grandeur naturelle; *b*, le disque vu par sa face orale ; les bras sont coupés ; la cheminée anale se voit dans l'interradius supérieur droit (J. Muller).

par ses caractères anatomiques, et des Astéroïdes et des Echinoïdes. C'est d'ailleurs paléontologiquement un groupe très ancien, qui a divergé en s'éloignant des autres d'une façon continue, et est aujourd'hui bien moins représenté qu'aux périodes secondaires.

Dans leur forme typique, les Crinoïdes sont fixés au sol par un long pédoncule formé d'articles empilés. Le très grand nombre des espèces fossiles présente cet organe. On a cru très longtemps que ce type primitif avait entièrement disparu, pour faire place exclusivement à des types libres, non pédonculés. Mais les recher-

ches abyssales ont amené la découverte de Crinoïdes fixés, dont les espèces sont au nombre de trente-quatre, réparties en sept genres.

Le pédoncule (fig. 152) porte de distance en distance des verticilles de baguettes également articulées, les *cirres*. Au sommet se trouve le corps proprement dit. Sa portion essentielle est un disque central, soutenu sur sa face inférieure par des plaques calcaires en rapport avec le sommet du pédoncule et formant le *calice*. La face supérieure porte en son centre la *bouche*, et excentriquement l'anus. De la première, partent cinq gouttières semblables aux gouttières ambulacraires des Astéroïdes ; elles déterminent les *radius*. L'anus se trouve dans un interradius, qui, par définition, est impair et postérieur.

Dans la plupart des cas, le canal avant d'avoir atteint les bords du disque se bifurque, et chacun des dix canaux ainsi formés se continue sur la face supérieure d'un bras. Il semble par suite rationnel de considérer les dix bras comme correspondant réellement à cinq bras, divisés dès la base, et nous retrouvons ainsi le nombre typique d'antimères des autres groupes. Dans le genre libre *Eudiocrinus*, découvert par le *Challenger* dans l'océan Pacifique, et retrouvé par le *Talisman* dans l'Atlantique, cette division ne se produit pas, et il n'existe que cinq bras. Par contre, dans le genre *Actinometra*, les bras peuvent se ramifier abondamment et leur nombre paraît alors dépasser cent. Cette multiplication du nombre des bras n'est pas très étonnante. Car, dans tous les types, les bras portent sur les côtés de courts rameaux, les *pinnules*, alternant régulièrement à droite et à gauche et portant chacun une branche du canal ambulacraire. Il suffit d'imaginer que ces pinnules se développent davantage, pour avoir la disposition caractéristique des *Actinometra*.

Les genres littoraux, longtemps seuls connus à l'état vivant, sont tous libres ; ils tournent vers le haut leur face orale et ils restent normalement attachés au sol par une couronne de cirres, semblables à ceux que nous avons décrits sur le pédoncule des Crinoïdes fixés. Ces cirres entourent la base du calice, et se terminent par un crochet qui en fait de vrais appareils de fixation (fig. 153). Les Crinoïdes libres gardent donc l'orientation des Crinoïdes fixés. Ils ne quittent leur position que quand ils sont inquiétés ou gênés ; leurs bras servent alors d'organes de natation ; ils s'agitent dans des ondulations extrêmement gracieuses, et la Comatule nage, semblable à une fleur vivante d'un rouge éblouissant.

Comme les Crinoïdes fixés sont seuls représentés dans les premières périodes géologiques, comme ils constituent en somme le

plus grand nombre des Crinoïdes connus; qu'enfin la Comatule passe dans son développement par une forme fixée, semblable à celle des Crinoïdes des grands fonds, nous devons considérer les Crinoïdes comme des animaux typiquement fixés; la Comatule est un type de différenciation secondaire, apparu d'ailleurs beaucoup plus tard dans les périodes géologiques, qui a perdu son pédoncule, et, réduite au calice et aux bras, est devenue libre.

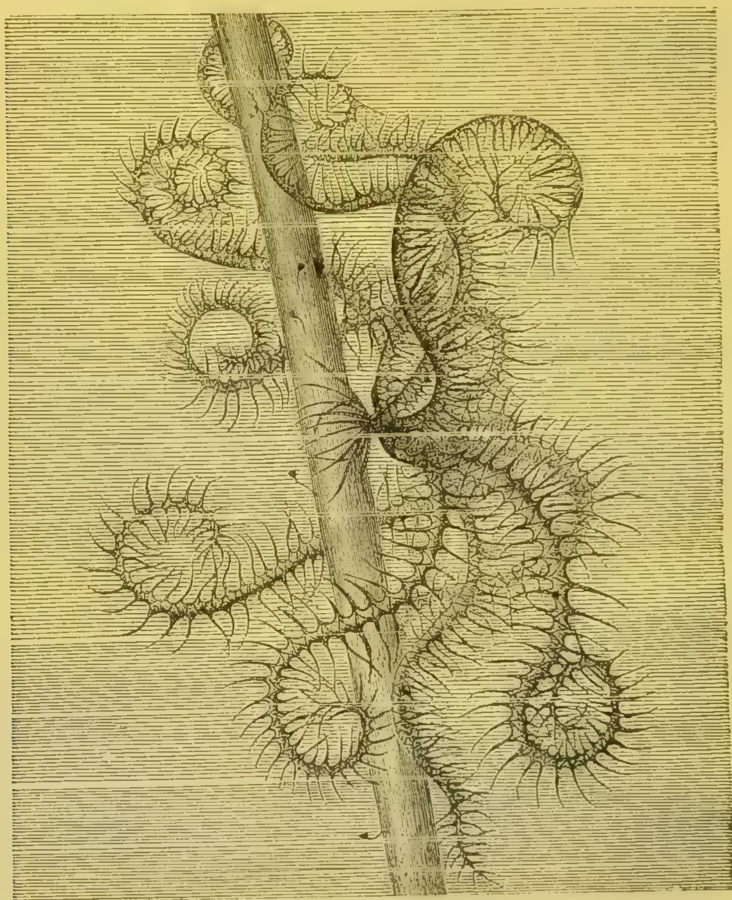


Fig. 153. — *Antedon rosacea*, fixée par ses cirres sur un tube de *Sabella unispira* (O. Schmidt).

Ce caractère de fixation, qui est l'un des caractères primordiaux des Échinodermes, a fait supposer que la classe des Crinoïdes était la plus primitive, et avait dû donner les autres par une descendance directe. Des recherches plus approfondies ont montré qu'il n'en est rien. Les Crinoïdes sont des êtres déjà différenciés, qui forment un groupe à part, au même titre que les Astéroïdes et les Échinoïdes; ceux-ci sont aussi anciens, et la Paléontogie prouve qu'ils dérivent tous les trois d'un même groupe, les Cystidés, et ont divergé à partir de leur origine, particulière-

ment les Crinoïdes, dont l'anatomie interne s'éloigne notablement de celle des autres classes.

§ 2. — *Téguments et squelette.*

Chez tous les Échinodermes, le corps est revêtu par un tégument épais et résistant, constitué par les couches suivantes :

1° Un épithélium superficiel formé d'une multitude de cellules cylindriques, longues et étroites, se terminant par un plateau cilié, qu'on a à tort considéré comme une cuticule continue. Au milieu de ces cellules de soutien, sont éparses de nombreuses cellules glandulaires, s'associant très rarement en véritables glandes (*Echinaster*), des cellules pigmentaires et des cellules neuro-épithéliales, en continuité avec les fibres nerveuses du plexus superficiel, qui courent dans la partie profonde de l'épithélium ;

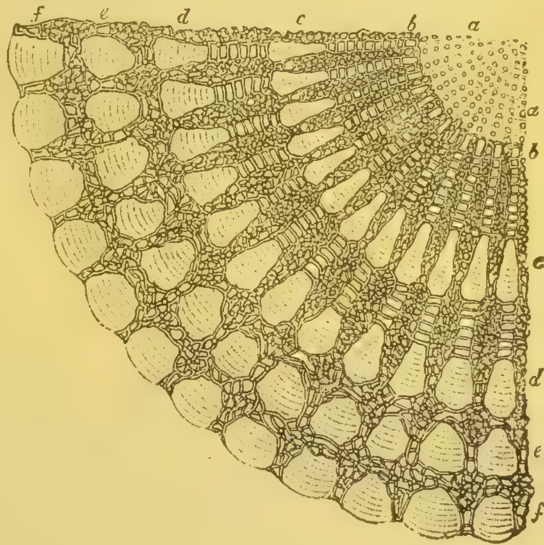


Fig. 154. — Coupe transversale d'un piquant d'Oursin. — *a*, tissu médullaire ; *b*, première rangée de piliers solides ; *c*, *d*, *e*, *f*, autres rangées successives disposées circulairement par rapport au centre. Gr. : 45 (Carpenter).

2° Une couche conjonctive, très diversement conformée, où peuvent se trouver tous les modes possibles du tissu conjonctif ;

3° Un endothélium interne, formé de cellules plates et polygonales, tapissant la cavité générale et se continuant dans les moindres parties de celle-ci.

Le tissu conjonctif est très généralement le siège de la formation de dépôts calcaires, qui apparaissent d'abord sous forme de nodules, mais ne tardent pas à se développer de façon à constituer ou bien des spicules microscopiques à formes déterminées (Holothurides), ou bien des plaques d'une étendue assez grande, dont l'ensemble constitue le squelette de l'animal.

Ces plaques sont constituées par un véritable tissu ; si on décalcifie une portion de ce squelette, et qu'on y fasse des coupes, on constate qu'il est formé en grande partie d'une substance interstitielle fibrillaire, formant un réseau à mailles tantôt tout

à fait irrégulières, tantôt au contraire disposées avec le plus grand ordre (radioles des Oursins) (fig. 154). Aux nœuds de ce réseau sont placés des îlots de cellules conjonctives. Cette constitution est à peu près la même dans toutes les classes des Échinodermes.

Outre les plaques qui forment le squelette de soutien, il existe encore des appendices attachés à la surface externe, les *piquants* et les *pédicellaires* : leur structure est la même que celle des plaques.

Nous ne pouvons commencer l'étude du squelette des Échinodermes par le groupe des Astéroïdes, qui présente des phénomènes particuliers sur lesquels nous aurons à revenir. Il vaut mieux étudier d'abord le squelette des Échinides, et en particulier celui des Oursins réguliers, dont la disposition est pour ainsi dire schématique.

Squelette des échinides réguliers. — Le test des Oursins, dans sa forme typique, est une boîte sphérique constituée par un ensemble de plaques liées les unes aux autres, sans aucun mouvement possible. Dans les Oursins actuels, ces plaques se disposent très régulièrement en files méridiennes, au nombre de vingt. Ces rangées sont disposées par couples, de façon qu'il existe dix fuseaux ou *zones*, à deux rangées de plaques (fig. 145). Chacune de ces zones est divisée en deux moitiés symétriques par l'un des plans de symétrie, de sorte que le milieu de la zone est occupé soit par un radius, soit par un interradius. Dans le premier cas, la zone est *radiale* ou *ambulacraire*. Dans le second elle est *interradiale* ou *anambulacraire*. Les plaques correspondant à ces deux espèces de zones se distinguent toujours l'une de l'autre, en ce que les plaques ambulacraires sont percées de petits pores, destinés à laisser passer les tubes ambulacraires, tandis que les autres sont imperforées. Chacune de ces plaques est pentagonale, comme le montrent les figures 145 et 155, et il résulte de leur disposition que la ligne de suture qui sépare une zone ambulacraire de la zone interradiale voisine est une ligne à peu près droite, tandis que la ligne de suture qui occupe le milieu d'une zone est brisée en forme de scie. Chez les Paléoéchinides, la disposition est moins régulière. Les zones anambulacraires présentent en effet plusieurs rangées de plaques, quelquefois disposées sans ordre bien net.

Au sommet supérieur du test, à l'extrémité opposée à la bouche, se trouve un ensemble de plaques qui constitue l'*appareil apical*. Ce sont les premières pièces du squelette qui apparaissent dans le développement de l'Oursin ; elles ont dès lors une importance morphologique considérable ; cet appareil est, typiquement,

constitué par une plaque médiane, la plaque *centrodorsale*, à l'un des bords de laquelle se trouve l'anus (fig. 157, 1). Autour de celle-ci se rangent cinq autres plaques portant en général chacune un pore servant d'issue à un conduit génital (fig. 155, *g*); ce sont les plaques *génitales*. Puis vient un second cercle de cinq plaques plus petites alternant avec les premières. Chacune d'elles porte aussi un orifice que l'on a pris autrefois pour un œil, mais qui n'a rien d'analogue avec un organe sensoriel. Ce sont les plaques *intergénitales* (*ig*) ou plaques *pseudo-ocellaires*. Le pore qu'elles offrent livre passage à un filet nerveux, destiné à mettre en communication le nerf ambulacraire correspondant avec le

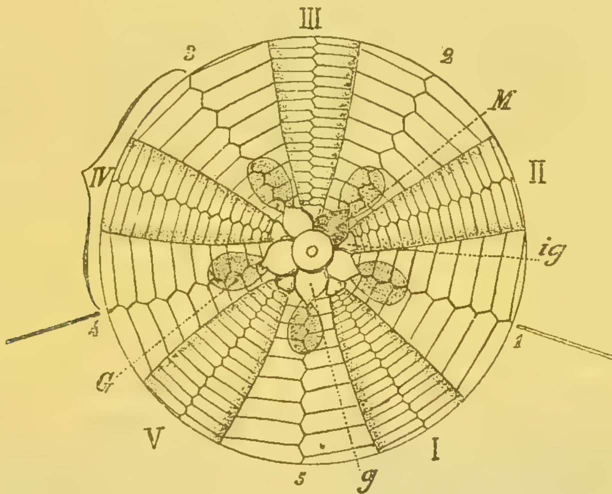


Fig. 155. — Schéma du pôle apical d'un Oursin Régulier; *g*, plaques génitales; G, glandes génitales, supposées vues par transparence; M, plaque hydrophore (madréporique); *ig*, plaques intergénitales (neurales); I, V, zones ambulacraires; 1, 5, zones anambulacraires, numérotées d'après la première notation de Lovén. L'accolade placée au-dessus de IV indique la constitution d'un antimère; les lignes placées au voisinage de 1 et de 4 séparent le bivium du trivium.

plexus nerveux superficiel interépithélial; de là le nom de *plaques neurales*, qu'on leur donne quelquefois. A ces dix plaques correspondent les dix zones de l'Oursin, chacune des génitales se prolongeant par une paire de rangées de plaques anambulacraires, et chacune des autres par deux rangées de plaques ambulacraires. Parmi les cinq plaques génitales, l'une d'elles est différenciée; elle est plus grande que les autres et est criblée d'une multitude de petits pores qui aboutissent dans le canal hydrophore, et sont autant de *tubes hydrophores*. C'est la *plaque madréporique*, nommée aussi, avec plus de raison, *plaque hydrophore*. Elle offre un moyen commode de retrouver dans les Oursins réguliers l'orientation des Oursins à symétrie bilatérale. Elle correspond à l'interradius antérieur droit, et, comme elle est

facilement visible, elle donne un point de repère excellent pour reconnaître la position morphologique de l'Oursin.

Cette disposition typique qui existe chez les jeunes Oursins persiste dans le genre *Salenia* (fig. 157,1), seul représentant actuel, dans les grandes profondeurs, d'un groupe très riche à l'époque jurassique. Chez les autres Oursins, elle se modifie légèrement par l'apparition de l'anus entre la plaque centrodorsale et la plaque génitale postérieure droite. Peu à peu, le bord central des plaques apicales se résorbe et l'anus se trouve entouré par une membrane, qui s'incruste de petites plaques calcaires, au milieu desquelles la plaque centrale primitive se distingue toujours par sa taille plus grande. Cette région médiane porte le nom de *périprocte* (fig. 155), elle est entourée par les plaques de l'appareil apical. A l'autre extrémité de l'axe, le test présente une large ouverture, fermée également par une membrane, au milieu de laquelle est percée la bouche. Cette membrane porte le nom de *péristome*. Sur le bord de cet orifice, et dans l'intérieur du corps, se trouvent, solidement fixés au test et régulièrement espacés, cinq ossicules en forme d'arche de pont, qu'on appelle les *auricules*, ou mieux les *apophyses myophores* (fig. 164 A); ils servent de point d'attache aux muscles de l'appareil masticateur. Chaque apophyse myophore est en réalité formée de deux pièces qui peuvent s'insérer en différents points du bord du péristome et se soudent secondairement. La soudure se fait toujours sur un radius, de façon qu'on considère généralement les apophyses myophores comme occupant une situation radiale. Le point d'insertion des piliers a une influence remarquable sur la constitution du reste du test. Dans les Cidaridiens, les deux branches ne se rejoignent pas; de plus, elles s'attachent non sur les plaques ambulacraires correspondantes, mais sur les bords des plaques anambulacraires adjacentes. Dès lors, les plaques ambulacraires peuvent se multiplier librement. N'étant pas comprimées les unes contre les autres, elles restent toujours distinctes les unes des autres, et chacune d'elles porte un double pore correspondant à un tube ambulacraire. Les ambulacres restent étroits, d'où le nom d'*Angustistellés* donné au sous-ordre. Les plaques ambulacraires finissent même par dépasser le bord du péristome en passant entre les branches des apophyses myophores; il en est de même des anambulacraires, et toutes ces plaques viennent se disposer sur la membrane, qui se recouvre ainsi d'ossicules nombreux (fig. 156 A). Il n'en est pas de même chez les autres Oursins réguliers, les *Latistellés*, où les apophyses myophores ont leurs piliers fixés sur les plaques ambulacraires. Les zones ambulacraires ne peuvent s'étendre, et sont constamment com-

primées dans le sens longitudinal. De là plusieurs conséquences :

1° Les plaques ambulacraires primaires, dont chacune porte un double pore, se soudent les unes aux autres par groupes de trois ou quatre, ou même davantage; chacune des plaques ambulacraires définitives, que nous avons décrites comme pentagonales, est donc la réunion de plusieurs plaques primaires, dont le nombre est égal à celui des paires de pores (fig. 156 B).

2° Les plaques s'accroissent transversalement, de façon à produire de larges ambulacres, dont les pores n'occupent que les bords ; ils s'y disposent en lignes, et affectent des figures variant avec chaque genre (fig. 145 et 156 B). Toutes les plaques primaires ne subissent pas cet accroissement, et beaucoup restent cantonnées sur la partie latérale de l'ambulacre ; seules, les plaques primaires supérieure et inférieure de chaque grande plaque atteignent toujours la suture médiane de l'ambulacre.

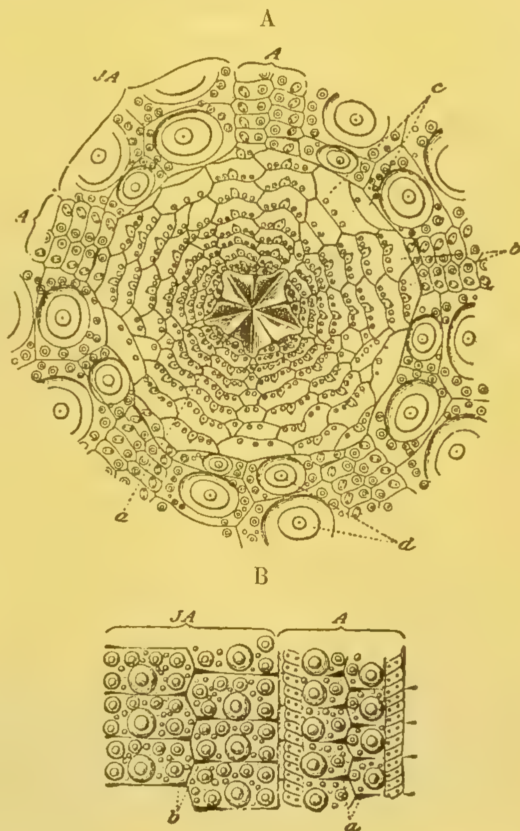


Fig. 156. — A. Péristome et partie adjacente du test dans un Angustistellé (*Dorocidaris papillata*). — A, zone ambulacraire ; JA, zone anambulacraire ; *a*, dents ; *b*, plaques ambulacraires de la membrane péristomale ; *c*, plaques anambulacraire de la même membrane ; *d*, tubercules portant les radioles.
B. Zones ambulacraire (A) et anambulacraire (JA.) d'un Latistellé (*Temnopleurus botryoïdes*). — *a*, séparation des plaques ambulacraires secondaires ; *b*, limites des plaques anambulacraires.

3° Enfin les plaques ambulacraires ne peuvent envahir la membrane du péristome. Celle-ci reste donc nue. Pourtant il existe encore sur cette membrane dix plaques ambulacraires primaires, qui ont probablement apparu avant les auricules, et représentent les premières plaques primaires (1).

VARIATIONS DU SQUELETTE DES ÉCHINIDES. — Chez les *Clypeas-*

(1) Les Échinothurides ou Oursins mous (*Asthenosoma*) font exception à cette règle, et présentent sur leur péristome de nombreuses plaques ambulacraires.

troïdes la structure du test se modifie peu. Dans l'appareil apical, la plaque madréporique empiète sur la région centrodorsale; celle-ci est abandonnée par l'anus qui est devenu marginal ou même ventral. Dans les formes les moins modifiées (*Galerites, Holectypus*), les cinq plaques génitales persistent et gardent à peu près leur situation primitive (fig. 157, 2); mais dans la plupart

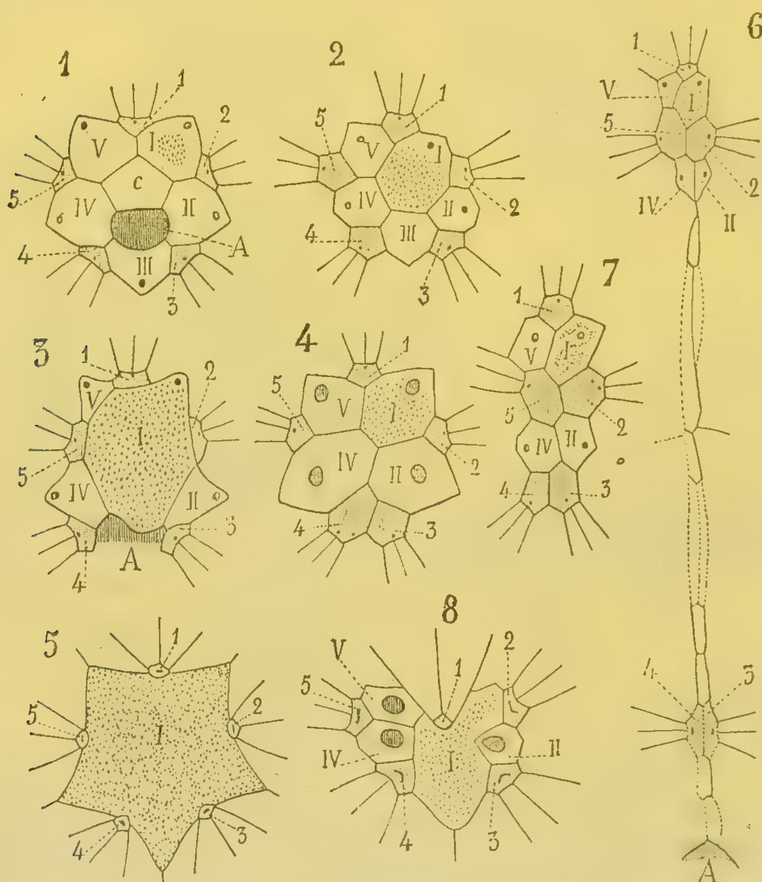


Fig. 157. — Modifications de l'appareil apical chez divers types d'Oursins vivants et fossiles. — 1. *Salenia.* — 2, *Holectypus cenomanensis.* — 3, *Galeropygus.* — 4, *Pyrina icaunensis.* — 5, *Clypeaster rosaceus.* — 6, *Dysaster.* — 7, *Holaster subglobosus.* — 8, *Schizaster fragilis.* — 1, 2, 3, 4, 5, les plaques intergénitales; I, plaque hydrophore (génitale antérieure droite); II, III (impaire postérieure), IV, V, les autres plaques génitales [Notation nouvelle de Lovén]; *c*, plaque centrodorsale; A, anus (Lovén).

des types actuels, la plaque madréporique devient exactement centrale, et très fréquemment les autres plaques de l'appareil apical se soudent à elle, et se criblent aussi de petits pores (fig. 157, 5). Par contre, les orifices génitaux peuvent modifier leur situation et descendre sur d'autres plaques interradiales.

Quant au reste du squelette, il est toujours constitué de la même façon : les ambulacres sont très élargis dans leur partie

dorsale aux dépens des zones interradiales ; parfois même, ils arrivent à se toucher de façon que les zones anambulacraires correspondantes sont interrompues. Leurs plaques sont toujours des plaques primaires, ne portant qu'une paire de pores. En général, les ambulacres ne sont plus visibles à la face ventrale ; ils sont limités à la face supérieure où ils forment une rosette à cinq pétales ; on dit qu'ils sont *pétaloïdes*. Enfin, un fait assez remarquable est la présence, à l'intérieur du test, de piliers et de lamelles solides, réunissant la face dorsale et la face ventrale.

Les modifications sont plus profondes dans les *Spatangoïdes*, notamment pour l'appareil apical ; le cercle s'est dissocié. Il n'existe plus que quatre plaques génitales. Celle qui correspond à l'interradius impair a disparu (fig. 157, 3). On dirait que l'anus, en quittant le centre de l'appareil apical, l'a chassée et a détruit la symétrie première de l'appareil. Lorsqu'il a abandonné le voisinage de celui-ci, les deux plaques intergénitales 3 et 4 sont contiguës (fig. 157, 4). En même temps la symétrie est modifiée complètement, soit que la plaque madréporique s'allonge suivant la ligne médiane et s'intercale entre les autres (fig. 157, 8), soit que les plaques neurales se mélangent aux génitales, et que l'ensemble de l'appareil apical se dispose en deux rangées longitudinales contiguës sur la ligne médiane (fig. 157, 7). Enfin, dans le groupe des *Collyritidés* (*Dysastéridés*) les deux plaques intergénitales du bivium sont séparées des autres par un large espace occupé par deux rangées de petites plaques irrégulières (fig. 157, 6). Il en résulte que des cinq ambulacres, les trois antérieurs se réunissent en un point placé très en avant du point de rencontre des deux ambulacres postérieurs. Dans les formes les plus anciennes de Spatangoïdes, les rangées de pores ambulacraires sont régulières et parallèles. C'est le cas des *Echinonéidés* parmi les *Cassidulides*, des *Ananchites* parmi les *Spatangides*. Dans les formes postérieures, les ambulacres deviennent pétaloïdes. Mais en général, l'ambulacre impair ne suit pas cette règle ; il reste simple et rubané, et ses pores se réduisent ou même s'oblitèrent complètement.

Les plaques ambulacraires restent toujours simples, et ne portent qu'une paire de pores. Ajoutons enfin que chez les *Spatangides* proprement dits, les deux rangées de plaques de la zone interradiale postérieure chevauchent légèrement l'une sur l'autre, et peuvent se mouvoir à l'aide de muscles.

Squelette des Stellérides (1). — Le squelette des Stellérides diffère notablement de celui des Oursins. Les pièces qui le forment

(1) Viguier, A. Z. E., t. VII, 1870.

ne sont pas intimement liées les unes aux autres en un test continu. Elles sont attachées par des muscles, de façon que le revêtement conserve une certaine mobilité. Le squelette présente à considérer :

1° L'appareil brachial ;

2° L'appareil apical.

Le squelette des bras est formé de pièces constituant des anneaux, métamériquement disposés depuis la bouche jusqu'à l'extrémité des bras. Chacun de ces anneaux est une *vertèbre*. La face

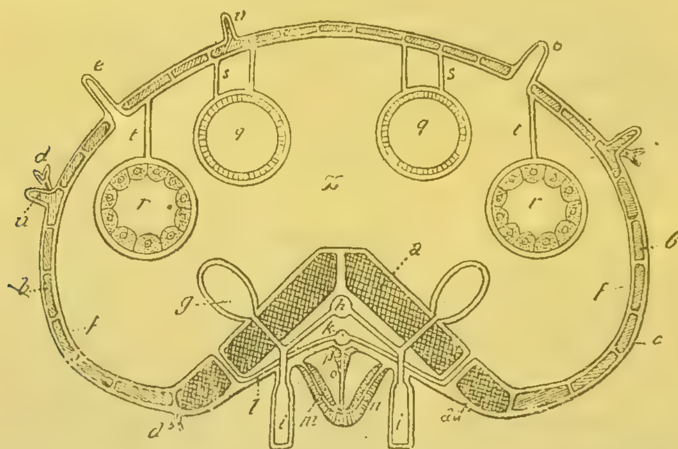


Fig. 158. — Coupe transversale schématique d'un bras d'Astérie. — *a*, plaque ambulacraire ; *ad*, plaque adambulacraire ; *b*, petites pièces calcaires de la face dorsale et des faces latérales ; *c*, épithélium externe ; *d*, pédicellaire bivalve ; *e*, branchie dermique ; *f*, endothélium de la cavité générale ; *g*, vésicule ambulacraire ; *h*, canal ambulacraire ; *i*, tube ambulacraire ; *k*, cavité sous-ambulacraire supérieure, communiquant par de larges orifices avec la cavité sous-ambulacraire inférieure, (cette cavité, *ok*, n'est pas constante et il peut se faire qu'il n'existe que les deux cavités inférieures, *o*) ; *l*, communication des cavités sous-ambulacraires avec la cavité générale ; *m*, bourrelet nerveux, communiquant par des fibres, normales à sa surface, avec certaines cellules de l'épithélium superficiel, *n* ; *p*, septum dépendant de l'appareil plastidogène, séparant les deux cavités *o*, et séparant incomplètement ces cavités de la cavité supérieure, *k* ; *q*, cœcum digestif ; *r*, glande génitale ; *s*, mésentère ; *t*, mésoaire ; *u*, épine calcaire, entourée à sa base d'une couronne de pédicellaires, *d* ; *x*, cavité générale (R. Blanchard).

ventrale de chaque bras offre un sillon profond, dans lequel se logent le vaisseau ambulacraire et les organes adjacents. Ceux-ci sont donc à l'extérieur de l'anneau squelettique, qui protège seulement les diverticules des organes digestifs et génitaux, et est par là même partiellement caché. Une coupe transversale du bras nous montre la constitution d'une vertèbre. On y trouve d'abord deux *plaques ambulacraires* (fig. 158, *a*), se touchant sur la ligne médiane sous un angle obtus, et formant les parois du sillon ambulacraire. Ces pièces, au lieu d'alterner, comme chez les Oursins, se correspondent deux à deux. De plus elles ne sont

pas perforées, mais deux plaques consécutives du même côté laissent entre elles des vides (fig. 169), par où passent les tubes ambulacraires, un pour chaque intervalle. Contiguës aux plaques ambulacraires, et alternant avec elles, se trouvent d'autres ossicules, disposés de chaque côté sur une seule série, et limitant le sillon ambulacraire : ce sont les plaques *adambulacraires*. Enfin, extérieurement à celles-ci, existent un nombre variable de séries de *plaques latérales*, qui, avec les précédentes, correspondent aux plaques interradiales des Oursins. Seulement, ici, la zone ambulacraire s'est divisée en deux, et chacune de ces moitiés s'unit à la zone ambulacraire adjacente et forme le côté du bras.



Fig. 159. — Squelette d'un Stelléride ambulacraire (*Echinaster sepositus*) vu par la face orale : *d*, première pièce ambulacraire, formant la dent (VIGUIER).

Enfin, dans certains cas (*Astropecten*), ce système squelettique est bordé à droite et à gauche par une série de plaques larges, venant faire saillie sur la face dorsale où elles forment une bordure d'un bout à l'autre des bras. Ce sont les pièces *marginales*.

La première plaque ambulacraire ou adambulacraire, du côté de la bouche, se modifie de façon à former les *pièces orales*. Dans le premier cas (*Asteriadés*), la première ambulacraire se développe de façon à former une sorte de dent qui se projette dans le péristome (fig. 159, *d*); dans le second cas, le plus général (fig. 160), la pièce ambulacraire (A_1) reste petite, mais la première adambulacraire se réunit à sa congénère du bord adjacent du bras voisin pour former une double dent (D), qui se projette aussi dans le péristome. De là, deux types de pièces buccales : les premières ambulacraires, radiales; les secondes adambulacraires, interradiales. On désigne quelquefois ces pièces sous le nom de *dents*, mot assez mal choisi, car elles ne servent en rien à la mastication.

Il nous reste à voir ce qu'est devenu l'appareil apical.

Dans les premiers stades du développement, il est composé, identiquement comme celui des Oursins, de onze plaques assem-

blées en rosette : 1 plaque centrodorsale, 5 pièces interradiales, et 5 pièces radiales externes par rapport aux précédentes et alternant avec elles.

Mais dans la suite du développement, cette rosette se dissocie : les plaques radiales sont emportées au sommet des bras; quant aux interradiales, elles passent sur la face orale, où elles se disposent à côté des premières adambulacraires. Ce sont elles qui constituent les plaques nommées *odontophores*. C'est au moins ce qui a lieu chez les *Brisinga*, et certaines Astéries.

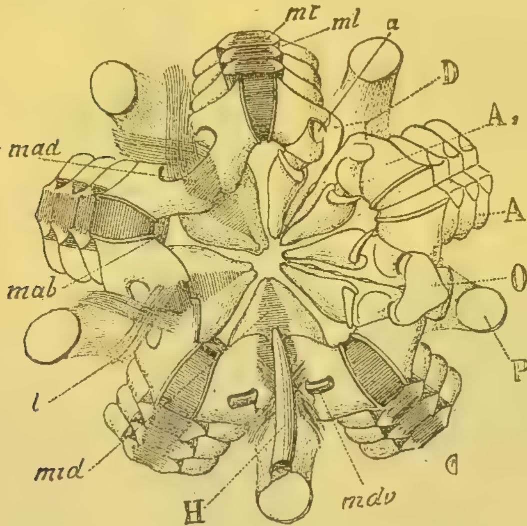


Fig. 160. — Pièces de la bouche d'un Stelléride adambulacraire (*Pentaceros turritus*) vues par la face interne. Les parties molles ont été enlevées sur deux paires de dents et l'odontophore à l'une d'entre elles. — A, pièces ambulacraires ; A_1, première pièce ambulacraire ; *a*, premier orifice ambulacraire ; D, dents d'une même paire, formées par les deux premières pièces adambulacraires ; O, odontophore ; P, pilier dorso-ventral interbrachial ; H, tube hydrophore ; —*mt*, muscle transversal, couvrant le sillon ambulacraire ; *ml*, muscles longitudinaux ; *mab*, muscle abducteur des dents ; *mad*, muscle adducteur des dents ; *mid*, muscle interdentaire ; *mdv*, muscle dorso-ventral, écarté de sa position normale pour montrer H ; *l*, ligament croisé, recouvrant le muscle adducteur des dents (Viguier).

Il résulte de là que, si l'on veut comparer morphologiquement les Étoiles de mer aux Oursins, on est forcé d'admettre que tout le test de l'Oursin est représenté par la face orale de l'Etoile de mer ; sa face dorsale représente à elle seule le périprocte de l'Oursin, puisqu'elle est, comme lui, étendue entre les diverses pièces de l'appareil apical.

Cette face dorsale reste membraneuse, et s'incruste généralement d'ossicules dermiques. Chez les *Astropecten*, ces ossicules prennent le nom de *paxilles;* ils portent des épines qui se divisent à leur sommet en une couronne de soies rigides.

Squelette des Ophiures. — Le squelette des *Ophiures* se ramène facilement à celui des Étoiles de mer. Les bras sont aussi formés par une série d'articles assemblés comme des vertèbres. Chacun d'eux comprend : 1° deux plaques ambulacraires *soudées sur la ligne médiane ;* 2° deux pièces *latérales*, recouvrant les côtés des bras et représentant les adambulacraires des Stellé-

rides ; 3° des plaques dorsales et ventrales surajoutées, et d'origine dermique. Ces dernières recouvrent le vaisseau ambulacraire, logé comme chez les Stellérides dans le sillon ambulacraire.

Les plaques apicales sont pareilles à celles des Stellérides ; il existe cependant une différence remarquable. Il se forme en effet trois cercles de plaques alternant ; les deux extrêmes sont radiales et les intermédiaires interradiales : ce sont les deux cycles extérieurs qui correspondent aux deux cycles des Étoiles de mer et des Oursins. Leur destinée ultérieure est la même que dans ces deux classes. Les pièces de l'autre cycle, les premières formées dans le développement, doivent être considérées comme supplémentaires, fait qui se retrouve dans un certain nombre d'autres Échinodermes.

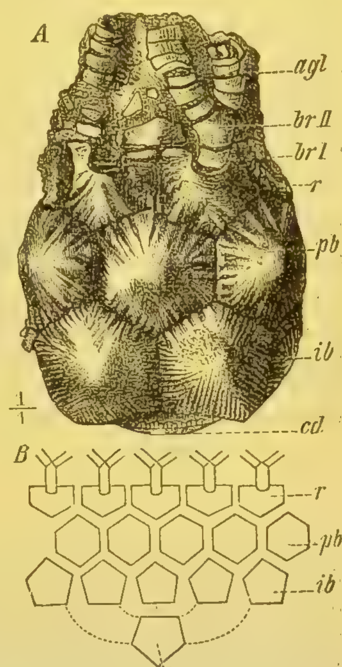


Fig. 161. — *A*. Calice de *Marsupites ornatus*. — *B*. Schéma du calice développé. [Le cercle des basales est ici doublé ; cette conformation, qui se rencontre dans beaucoup d'espèces fossiles, n'est présentée par aucun type vivant.]

cd, centrodorsale ; *ib*, infrabasales ; *pb*, parabasales (= basales proprement dites) : *r*, radiales ; *br*I, *br*II, premières brachiales unisériées ; *agl*, brachiales bisériées.

Squelette des Crinoides. — Le type sur lequel est construit le squelette des *Crinoïdes* se rattache nettement au type général. La partie centrale est constituée par des plaques qui recouvrent la face aborale de l'animal, celle qui, dans les Pédonculés, est directement en relation avec le pédoncule.

Si on étudie un Crinoïde fixé ou une très jeune Comatule, au moment où elle est encore à la phase Phytocrinoïde, ce squelette central, que l'on appelle le *calice*, est déjà formé, et comprend les parties suivantes (fig. 161) :

1° Une plaque centrale (*cd*), continuant directement le pédoncule. 2° Un cercle de cinq plaques *basales* (*pb*) alternant avec les rayons des bras. Puis 3° cinq autres plaques, alternant avec les précédentes, et comprises par suite dans les rayons des bras, ce sont les plaques *radiales* (*r*).

A la suite des radiales se forment d'autres plaques, qui se disposent en rangées, et constituent les plaques *brachiales*. En général, deux rangées de brachiales correspondent à chaque radiale, mais la bipartition ne se fait pas immédiatement et les premières brachiales (*br*I, *br*II) sont, comme les radiales, au

nombre de cinq. Les diverses pièces du calice des Crinoïdes sont réunies par des sutures qui les rendent à peu près immobiles; il n'en est pas de même des brachiales qui sont unies par des muscles, permettant les gracieux et rapides mouvements, que nous avons signalés chez les Comatules. Toutefois les muscles n'existent pas à toutes les articulations; certaines d'entre elles, régulièrement disposées, ne sont formées que par des ligaments, et par suite ne sont pas mobiles. Ce sont des *syzygies*.

Sur la face orale, les formations squelettiques sont rares, au moins dans les formes actuelles. Chez les Paléocrinoïdes, elles étaient au contraire très développées et formaient l'*opercule*. Chez les Néocrinoïdes il n'existe que *cinq plaques orales*, placées autour de la bouche; elles se résorbent dans les Comatules adultes.

Si on essaie de comparer le calice d'un Crinoïde au test d'un Oursin, il semble au premier abord évident que l'appareil apical de ces derniers représente d'une façon parfaite la base du calice. On retrouve chez les *Salenia* et les jeunes Oursins la plaque centro-dorsale, et il semble légitime de poser avec Lovén les identités homologiques suivantes :

pl. génitales des Oursins	=	pl. basales des Crinoïdes.
pl. intergénitales —	=	pl. radiales —
pl. ambulacraires —	=	pl. brachiales —

Plusieurs zoologistes n'admettent pas cette interprétation et y opposent de nombreuses objections. Si par exemple on examine l'ordre d'apparition des brachiales et des ambulacraires, on constate qu'elles se développent en sens inverse, par rapport aux vaisseaux ambulacraires correspondants. La première brachiale formée s'en va à l'extrémité des bras des Crinoïdes, où elle est en rapport avec l'extrémité du canal ambulacraire. La première ambulacraire va aussi en s'éloignant de l'appareil apical. Mais dans ce mouvement elle se rapproche au contraire de la naissance du vaisseau ambulacraire, c'est-à-dire de l'anneau ambulacraire. Les deux séries ne seraient donc pas comparables. Ces considérations avaient conduit Ludwig, Carpenter et Percy Sladen à nier toute homologie entre le squelette des deux groupes. Cette conclusion est elle-même trop absolue. Tout porte à affirmer la grande homogénéité du groupe des Echinodermes.

S'il n'est pas de groupe zoologique, où l'Anatomie comparée soit moins armée, et éprouve plus d'embarras, il n'en est pas non plus où la Paléontologie ait rendu de plus grands services. Neumayr a étudié récemment dans un magnifique mémoire la phylogénie des Échinodermes, et montré que les Crinoïdes et les autres classes d'Échinodermes n'ont aucun rapport de descendance directe. Ces groupes étaient déjà distincts à l'époque cambrienne. Mais tous dérivent du groupe des Cystidés, le plus ancien et le plus plastique de tous. Il renferme des formes extrêmement variées, dont plusieurs présentent avec les représentants typiques des autres classes d'incontestables affinités. Les Cystidés ont complètement disparu dès la période dévonienne, et ont été remplacés par les groupes dérivés. On peut, en remontant jusqu'à eux, retrouver les connexions communes, et débrouiller ce problème morphologique, si compliqué quand on s'adresse uniquement aux espèces actuelles.

Notre devoir serait donc de reprendre avec soin l'étude de ce groupe éteint, et de montrer la série des descendances paléontologiques. Mais cette question a été étudiée récemment par F. Priem dans son livre sur l'*Évolution des formes animales avant l'apparition de l'homme* (1891) et sera traitée avec détail dans les *Éléments de Paléontologie*, de Félix Bernard, qui paraîtront à peu près en même temps que le présent livre. Nous y renvoyons donc le lecteur.

SQUELETTE DES HOLOTHURIDES. — Dans les HOLOTHURIDES, le squelette subit une régression remarquable. Il est réduit à de petites plaques calcaires, généralement percées d'orifices régulièrement distribués, et dont les formes peuvent servir de caractère dans la spécification.

Elles sont logées les unes dans l'épiderme, les autres dans le derme. Elles ne jouent de rôle important que pour la locomotion des *Synaptes*, qui sont dépourvues de tubes ambulacraires.

Leur origine est assez curieuse ; elles sont formées par des cellules hexagonales juxtaposées, et sécrétant du calcaire sur leurs parois mitoyennes. Ce calcaire gagne de plus en plus, mais ne peut envahir le noyau de la cellule. La plaque reste ainsi percée de trous. Les cellules sont primitivement au nombre de quatre ; mais leur nombre augmente ensuite, de nouveaux éléments venant se placer dans les angles formés par les premiers.

Outre ces spicules, les Holothuries offrent à considérer une couronne calcaire située sur l'équateur du bulbe pharyngien, et formée de dix pièces articulées, les *fleurons*, dont cinq radiales et cinq interradiales; ces pièces semblent correspondre morphologiquement aux apophyses myophores des Oursins. Nous verrons enfin qu'il est possible de trouver chez les Holothuries un représentant de la plaque hydrophore émigré vers l'intérieur.

§ 3. — *Appendices du test.*

Les appendices du corps des Échinodermes sont de trois sortes :

1° Les *piquants.*

2° Les *pédicellaires.*

3° Les *sphéridies.*

PIQUANTS. — Les *piquants* ou *radioles* sont des baguettes solides qui se rencontrent chez les ASTÉROÏDES et les ÉCHINIDES.

Dans ces derniers, où ils sont le mieux développés, ils constituent des appendices mobiles articulés au sommet de tubercules arrondis ; ils s'y rattachent par un ligament central, et par une couronne annulaire formée de fibres élastiques et de fibres musculaires. Celles-ci permettent au piquant de se mouvoir dans tous les sens.

Les piquants ou, ce qui revient au même, les tubercules qui les portent sont assez régulièrement disposés sur le test. Dans les *Cidaridiens*, ils ne sont bien développés que sur les plaques ambulacraires. Mais chez les *Latistellés*, ils sont répartis sur toutes les plaques.

Généralement en forme d'aiguilles, les radioles peuvent affecter les formes les plus diverses. Très généralement, il en existe plu-

sieurs espèces sur le même individu. Les plus remarquables à cet égard sont les *Cidaris*, où se trouvent deux sortes de piquants : les uns sont très volumineux et atteignent jusqu'à deux fois le diamètre du test; il n'en existe qu'un sur chaque plaque anambulacraire, et ils jouent un rôle important dans la locomotion de ces Oursins, dont les tubes ambulacraires, dépourvus de ventouse, ne peuvent à cet égard avoir qu'une utilité très restreinte. Les autres piquants sont tout petits, très nombreux, répartis partout, et forment notamment autour de chacun des piquants primaires une couronne régulière.

Dans le *Podophora atrata*, les piquants de la face dorsale se raccourcissent fortement, et se réduisent à des plaquettes polygonales, qui se juxtaposent comme les éléments d'une mosaïque.

Les *Echinothuria* ont des piquants très renflés, et ils peuvent faire, grâce au venin qu'ils renferment, de douloureuses blessures.

Chez les *Clypéastroïdes* et les *Spatangoïdes*, les piquants sont en général très petits. Dans ce dernier groupe, il existe des bandes ou des plages qui en sont entièrement dépourvues : ce sont les *sémites* ou *facioles*. L'épithélium superficiel y est très fortement cilié, et le test présente de petits tubercules épars, portant de très petites épines barbelées et terminées en massue (*clavules*). Chez la plupart des Spatangues vivants, il existe un sémite circulaire (*sémite sub-* ou *péri-anal*) autour de l'anus. Mais il peut aussi y en avoir d'autres, par exemple autour des ambulacres pétaloïdes. Leur disposition donne de bons caractères pour la classification.

Dans les Etoiles de mer, les piquants sont beaucoup moins développés. Ils se rencontrent surtout sur les plaques vertébrales des bras. Souvent ils sont immobiles et se réduisent à de simples mamelons.

Pédicellaires. — Les *pédicellaires* (1), que l'on considère généralement comme des piquants modifiés, sont de petits organes dont la partie essentielle est une pince à deux ou trois branches; ils peuvent s'ouvrir ou se fermer grâce à des muscles spéciaux (fig. 162). Ils existent chez tous les Stellérides, et on peut les rencontrer en tous les points du corps, mais principalement dans les gouttières ambulacraires. Dans beaucoup d'espèces, ils forment autour des piquants une couronne (fig. 174). Les pédicellaires des Stellérides ont très généralement deux branches (rarement trois, comme chez la *Luidia*), qui peuvent soit converger à la base comme les mors d'une pince, soit s'y assembler à la manière des

(1) Edm. Perrier, *Les pédicellaires et les ambulacres des Astéries et des Oursins*, A. S. N. 5e série, t. XII, 1869.

branches de ciseaux. Ils sont généralement pédonculés, mais peuvent être aussi directement attachés sur le tégument (*Pentagonaster*).

Parmi les Ophiurides, ils n'existent que chez les *Euryales*.

Dans la classe des Échinides, les pédicellaires manquent chez les *Clypéastroïdes* et chez la plupart des *Spatangoïdes*. Ils ont, dans tous les autres cas, trois branches, parfois même quatre, et sont toujours portés au sommet d'un pédoncule, qui s'insère comme un piquant sur un petit mamelon du test. Ils sont exclusivement localisés dans les aires ambulacraires et surtout sur la membrane péristomale. Chez le *Sphærechinus granularis*, et quelques autres types, le pédoncule porte trois glandes alternant avec les pinces; leur conduit excréteur vient aboutir au sommet des branches du pédicellaire. C'est sans doute un appareil venimeux.

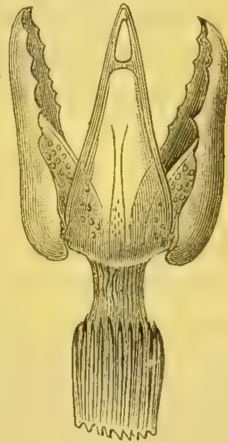


Fig. 162. — Pédicellaire de *Leiocidaris Stokesi* (Edm. Perrier).

Les pédicellaires servent peut-être, comme on le croit généralement, à la préhension des particules alimentaires qu'ils amènent à la bouche; on a dit également qu'ils jouaient un rôle dans la locomotion, mais ils semblent surtout destinés à la défense de l'animal. Ils saisissent en effet les corpuscules et les petits animaux qui viennent s'attacher à leurs téguments, et maintiennent ces derniers jusqu'à ce qu'ils soient morts, puis les rejettent. Les glandes, dont nous avons parlé tout à l'heure, ont sans doute pour but de sécréter un suc qui amène rapidement la mort des êtres capturés.

Enfin, les *sphéridies* sont spéciales aux Oursins, et se rencontrent aux mêmes lieux que les Pédicellaires. Ce sont de petits corps sphériques formés d'une lamelle calcaire très dure, que percent de nombreux canaux. Ces canaux sont remplis de cellules nerveuses communiquant avec le nerf qui pénètre par la base de la sphéridie. L'organe tout entier est recouvert d'un épithélium cilié, et c'est sans doute un organe des sens, olfactif ou gustatif, destiné à apprécier les qualités du milieu ambiant.

Les sphéridies sont en général fort nombreuses. Toutefois, le genre *Arbacia* n'en possède qu'une dans chaque ambulacre. Elle est logée dans une petite fossette, voisine du péristome. Les *Cidaris* en sont totalement dépourvus.

Comme les pédicellaires, les sphéridies sont vraisemblablement des modifications des piquants.

§ 4. — *Système musculaire.*

Chez la plupart des Échinodermes, le système musculaire est très réduit, à cause de la présence du squelette rigide externe. Il manque totalement chez les Échinides, où on ne trouve que les muscles destinés à mouvoir les piquants, et les muscles nécessaires à l'accomplissement du travail organique. Chez les Crinoïdes, dont les bras sont mobiles, les articles sont reliés les uns aux autres par des muscles, qui permettent aux bras tous les mouvements de flexion et d'extension ; ces mouvements sont en effet, quoi qu'on en ait dit, tous volontaires. De pareils muscles relient également entre eux les articles des cirres, au moins chez les Comatules.

La disposition est assez différente chez les Stellérides, dont les bras sont aussi mobiles. Les vertèbres successives sont réunies par des groupes de muscles produisant tous les mouvements possibles (fig. 160, *m*). Dix muscles correspondent à chacune d'elles.

Dans la seule classe des Holothurides, l'absence complète du squelette proprement dit est en rapport avec le développement plus considérable des muscles somatiques. Ceux-ci forment la couche interne du tégument (fig. 173, 1) ; les fibres musculaires constituent d'abord cinq bandes musculaires longitudinales, occupant les zones ambulacraires et recouvrant intérieurement les canaux ambulacraires. Chez les *Holothuria*, chacune d'elles est divisée en deux faisceaux, placés de part et d'autre du radius. Ces bandes viennent antérieurement se fixer sur les fleurons de l'anneau calcaire, seuls restes du squelette solide. Outre leur rôle dans la locomotion générale, elles servent à rétracter l'œsophage et à invaginer la bouche. Extérieurement à ces bandes, se trouve une épaisse couche de muscles annulaires, immédiatement sous-jacente au derme. Cette couche est généralement interrompue au niveau des ambulacres. Mais chez les Synaptes, où les tubes ambulacraires ne sont pas développés, elle est absolument continue.

§ 5. — *Cavité générale. — Mésentères.*

Pour la première fois, nous voyons apparaître chez les Échinodermes une *cavité générale*, un *cœlome*, séparant tous les organes internes de la paroi du corps.

Cette cavité se constitue par l'intermédiaire de deux sacs, qui naissent aux dépens du tube digestif primitif, et se forment soit indépendamment, soit par la division d'une vésicule primitive unique. C'est dans tous les cas un *entérocèle*. Quel que soit leur

mode de formation, les deux vésicules grandissent de façon à occuper tout l'espace qui s'étend entre la paroi du corps et celle du tube digestif. Cet espace est donc à ce moment divisé en deux par une fine membrane, résultant de l'accolement des parois des deux sacs. Dans l'épaisseur de cette membrane, entre les deux lames qui la forment, se trouvent inclus le tube digestif, les organes génitaux, la glande ovoïde, le tube hydrophore, organes que nous décrirons tout à l'heure. Cette cloison ne reste jamais complète; elle se résorbe plus ou moins, et les fragments qui en restent forment les *mésentères*. Parmi ceux-ci, il existe toujours une membrane, rattachant le tube digestif aux parois du corps. C'est le *mésentère externe*. Opposé à ce dernier, persiste quelquefois un *mésentère interne* sous forme d'une lame membraneuse, courant tout le long du tube digestif, et présentant un bord libre flottant dans la cavité générale. D'ailleurs, la disposition varie avec chaque classe. Nous y reviendrons à propos soit de l'appareil digestif, soit de l'appareil circulatoire.

La cavité générale est entièrement revêtue, aussi bien sur les parois du corps que sur les mésentères, par un épithélium cilié formé de cellules plates, juxtaposées en mosaïques. On les retrouve sans exceptions dans toutes les dépendances du cœlome.

Le cœlome est rempli d'un liquide de même densité que l'eau de mer. Il est un peu trouble, d'un gris rougeâtre, et renferme en suspension des corpuscules amiboïdes (1), de nature diverse : les uns sont incolores, finement granulés, à noyau bien net et à pseudopodes filiformes et rameux; les autres, bien plus volumineux, sont chargés de grosses granulations, qui parfois cachent complètement le noyau. Leurs pseudopodes sont courts et émoussés.

Le liquide viscéral peut se coaguler, grâce à la présence d'une matière albuminoïde spéciale; mais le caillot se réduit très rapidement en quelques grumeaux rougeâtres. La substance albuminoïde est en effet peu abondante. Un liquide tout à fait semblable existe dans l'appareil circulatoire.

Dans les types pourvus de bras, la cavité générale se continue dans ceux-ci, soit largement (Stellérides), soit sous forme d'un petit canal (Ophiurides, Crinoïdes) qu'on a pris souvent pour un vaisseau. De plus, une série de cavités, dépendant de la cavité générale, sont en connexion avec les diverses parties de l'appareil ambulacraire. Nous les étudierons avec ce dernier, dans le paragraphe relatif à l'appareil circulatoire.

(1) Geddes, A. Z. E., t. VIII, 1880.

§ 6. — *Appareil digestif.*

L'appareil digestif se présente pour la première fois comme une cavité, sac ou tube, absolument indépendante et à parois propres. Il est entouré par la cavité générale, aux parois de laquelle il est relié par une ou plusieurs *lames mésentériques*. Il présente un revêtement cilié, sauf dans les Holothurides.

TUBE DIGESTIF DES STELLÉRIDES ET DES OPHIURIDES. — Nous avons déjà vu que, dans un premier groupe d'Échinodermes, comprenant les Étoiles de mer et les Ophiures, l'appareil digestif était un sac, dépourvu d'anus (*Ophiurides*, *Astropectinidés*) ou dont l'anus est très réduit (les autres *Stellérides*).

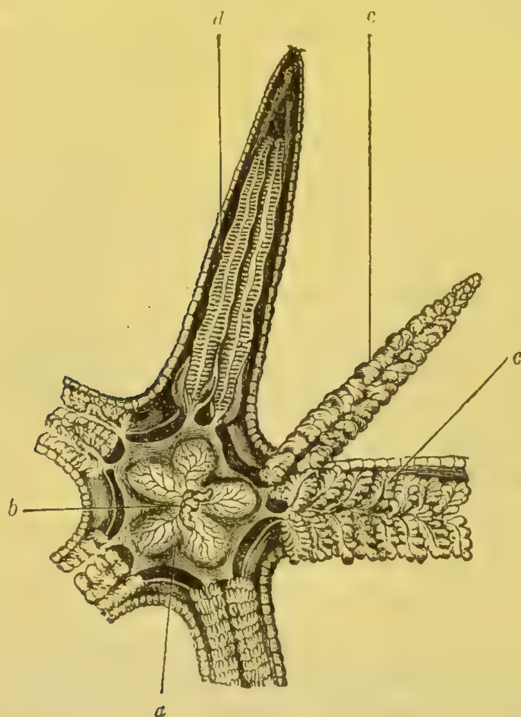


Fig. 163. — Appareil digestif de l'*Astropecten aurantiacus*. — *a*, estomac ; *b*, cœcum rectal ; *c*, cœcums rameux de l'estomac, développés ; *d*, cœcums dans leur position normale, ouverts par leur face aborale (TIEDEMANN).

Dans les Stellérides, il est extrêmement court et relativement large (fig. 163). La bouche s'ouvre presque directement dans l'estomac dilaté en forme de poche (fig. 163, *a*), qui communique avec cinq paires de longs cœcums rameux ou mamelonnés, placés radialement (*c*). Généralement les deux cœcums de chaque paire communiquent avec l'estomac par un petit canal commun. Ils pénètrent dans les bras et vont jusqu'à l'extrémité de ceux-ci, attachés à la face dorsale par un double mésentère (fig. 158, *q*,*s*). Au-dessus de l'estomac, se trouve le rectum, qui présente lui aussi deux petits cœcums (quelquefois même 5), semblables à des ampoules placées dans les interradius (fig. 163, *b*). Cette description peut aussi s'appliquer aux Ophiures, avec cette seule différence que les cœcums ne pénètrent pas dans les bras.

Il n'existe pas de mastication chez ces animaux essentiellement carnassiers ; la préhension se fait d'une façon fort remarquable.

L'Astérie fixe sa proie par ses tubes ambulacraires, et dévagine son sac stomacal qui vient s'appliquer sur celle-ci. Les aliments, désagrégés par les sucs digestifs, sont déglutis par parcelles et sont digérés à l'intérieur. Ils restent toujours dans l'estomac, et ne pénètrent qu'accidentellement dans les cœcums. Ceux-ci sont très probablement chargés de sécréter les diastases digestives. Aussi les appelle-t-on parfois *sacs hépatiques*.

L'anus ne sert que fort rarement, car généralement les détritus sont rejetés par la bouche, comme dans les espèces dépourvues d'anus.

Dans les trois autres classes d'Échinodermes, le tube digestif est long, contourné sur lui-même, dépourvu de cœcums radiaux et se termine par un anus bien développé.

Appareil digestif des Échinides. — Chez les Échinides Réguliers, le tube digestif commence par un pharynx, entouré par un appareil masticateur complexe, qu'on désigne quelquefois sous le nom bizarre de *Lanterne d'Aristote* (fig. 164) : c'est un massif formé par cinq pièces osseuses souvent en forme de pyramides triangulaires, *les mâchoires*, juxtaposées en cercle. Ces pyramides (fig. 164 B, *a*), évidées à l'intérieur, sont disposées entre les rayons; chacune est formée de deux moitiés, auxquelles on peut donner le nom de *maxillaires*, et qui comprennent entre elles une longue tige, la *plume* (*c*) ; elle est saillante à la partie inférieure, et y constitue la *dent* (*b*). Les cinq dents contiguës entre elles sont visibles de l'extérieur et ferment l'orifice buccal. Les cinq mâchoires sont réunies les unes aux autres par des pièces calcaires disposées dans les intervalles, c'est-à-dire radialement. Les principales sont les *faux* et les *pièces en Y*. Les mâchoires peuvent se mouvoir, grâce à des muscles qui s'insèrent sur les apophyses myophoses. Leur mouvement permet aux cinq dents de se rapprocher ou de s'écarter les unes des autres.



Fig. 164. — Appareil masticateur d'un Oursin, en place. — B. Le même isolé; *aa*, les deux moitiés (maxillaires) d'une mâchoire; *bbb*, dents; *c*, leur extrémité interne.

L'appareil masticateur n'existe que chez les *Réguliers* et les *Clypéastroïdes*. Dans ce dernier groupe, les mâchoires se réduisent

beaucoup : elles sont non plus dressées, mais obliques (d'où le nom de *Plathygnathes*). La transition se fait par des Exocycles fossiles (*Orthognathes*). Les *Spatangues* sont totalement dépourvus d'appareil triturant.

Au pharynx fait suite un œsophage, qui monte à travers la cavité générale, et va s'attacher à la paroi du test. C'est là que commence l'intestin moyen. Celui-ci, attaché au test par un

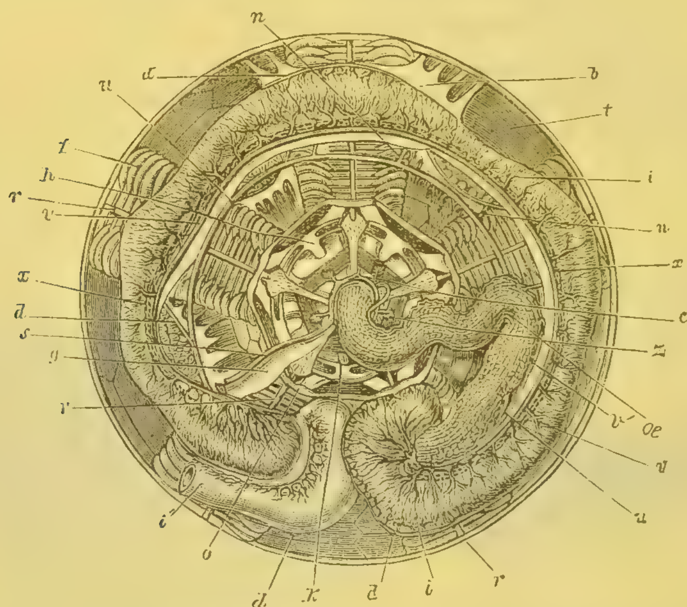


Fig. 165. — Vue de l'hémisphère oral d'un *Echinus sphæra* et des organes qu'il renferme. — *t*, test; *œ*, œsophage; *i*. première courbure de l'intestin; *i'*, seconde courbure de l'intestin, coupée près de son origine; elle suit tous les festons de la première; *b*, mésentère externe; *h*, pyramides de l'appareil masticateur; *k*, plume dentaire; *o*, apophyses myophores; *g*, glande ovoïde; *s*, canal hydrophore (= canal du sable); *c*, anneau ambulacraire; *z*, vésicules de Tiedemann (dites de Poli); *r*, canaux ambulacraires; *v*, lacune marginale interne se continuant en *v'*, le long de l'œsophage, et aboutissant à l'anneau de Tiedemann *c*; *d*, lacune marginale externe, reliée à la précédente par le réseau des lacunes intestinales; *u*, canal collatéral, doublant la lacune *d* et lui servant de dérivation; *u*, branches de communication de ces deux derniers canaux; *f*, vésicules ambulacraires; *x*, siphon intestinal (Edm. Perrier).

mésentère, décrit des circonvolutions compliquées (fig. 165) et assez variables, et vient se terminer dans le rectum. Ce dernier quitte le test, pour se rendre directement à l'anus.

Nous avons déjà parlé des variations de positions de celui-ci. A l'intérieur de l'appareil apical dans les Échinides Réguliers ou *Endocycles*, il quitte chez les autres le centre de cet appareil, pour devenir excentrique ou même tout à fait ventral. De là le nom d'*Exocycles*, qu'on donne aux Clypéastres et aux Spatangues.

Il n'existe pas d'appareil glandulaire différencié. On considère cependant parfois comme tel un grand cœcum qui se trouve entre l'œsophage et l'intestin, et se développe énormément dans les Spatangoïdes (fig. 166, *o*).

Le tube digestif se divise en deux parties distinctes : la première seule semble digestive; c'est sur elle que se ramifient les

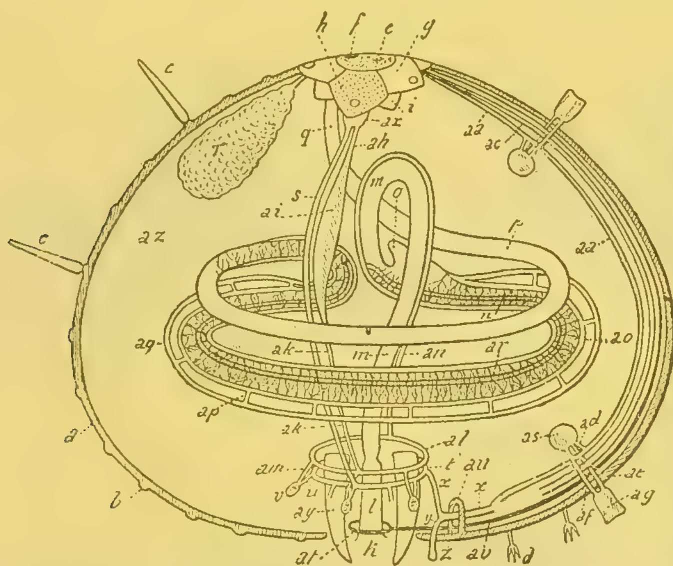


Fig. 166. — Schéma de l'organisation d'un Oursin régulier. Coupe verticale passant à droite par le radius IV, à gauche par l'interradius I. — *a*, test; *b*, tubercules du test; *c*, radioles ; *d*, pédicellaire ; *e*, périprocte ; *f*, anus ; *g*, plaque génitale; *h*, plaque hydrophore ; *i*, plaque neurale ; — *k*, bouche ; *l*, pharynx ; *m*, œsophage ; *n*, première courbure de l'intestin ; *o*, diverticule situé à son origine ; *p*, seconde courbure intestinale ; *q*, rectum ; *r*, glande génitale ; *s*, canal hydrophore ; *t*, anneau ambulacraire ; *u*, vaisseau qu'il envoie à la vésicule de Tiedemann, *v*; *x*, portion ascendante du canal ambulacraire ; *y*, branche qu'il envoie au tentacule circumbuccal, *z*; *aa*, canal ambulacraire; *ac*, cavité sous-ambulacraire ; *ad*, communication du canal ambulacraire avec la vésicule ambulacraire ; *ae*, *af*, branches allant de la vésicule ambulacraire au tube ambulacraire, *ag*; *ai*, organe ovoïde ; *ak*, canal faisant communiquer l'organe ovoïde avec l'anneau plastidogène, *al*; *am*, branche que ce dernier envoie à la vésicule de Tiedemann ; *an*, lacune marginale interne de l'intestin ; *ao*, lacune marginale externe ; *ap*, branches (10 environ) faisant communiquer la lacune marginale externe avec la collatérale, *ag* ; *ar*, siphon intestinal ; *as*, vésicule ambulacraire ; *at*, anneau nerveux ; *au*, apophyse myophore ; *av*, nerf radial ; *ax*, ampoule hydrophore où débouchent le canal hydrophore et le canal *ah* de l'organe axial ; *ay*, appareil masticateur ; *az*, cavité générale.

vaisseaux absorbants. La seconde semble être purement respiratoire ; elle est reliée directement à l'œsophage par un tube assez étroit, qui court parallèlement à l'intestin dans le mésentère, et qu'on appelle le *siphon* (fig. 165, *x* ; 166, *ar*). Ce canal permet à l'eau d'arriver dans la seconde partie du tube digestif, alors même que la première est remplie d'aliments.

Tube digestif des Holothurides. — Le tube digestif des Holothurides est remarquable par l'absence d'épithélium cilié.

Nous avons déjà indiqué les diverses positions de la bouche et de l'anus. La bouche est entourée d'une couronne de dix tentacules, qui ne sont que des tubes ambulacraires modifiés, et sur lesquels nous aurons par suite à revenir. Ils sont, dans tous les cas, abondamment couverts de cils vibratiles, qui produisent un courant entraînant vers la bouche les particules alimentaires, dont l'animal se nourrit. Ce mode de nutrition fait prévoir la disparition de l'appareil masticateur, dont on ne trouve en effet pas trace chez les Holothurides.

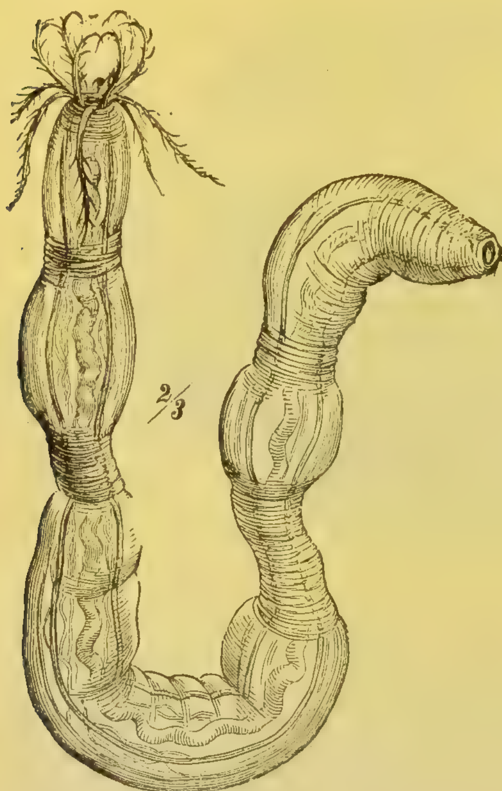


Fig. 167. — *Synapta inhærens*, montrant par transparence le tube digestif (De Quatrefages).

La bouche donne accès dans une vaste cavité, le *pharynx*, destinée à loger les tentacules, lorsque ceux-ci se rétractent en se recourbant vers le centre. Cette cavité communique par un orifice rétréci avec une poche à parois épaisses, représentant l'*estomac*. Enfin, à la suite de ce dernier, vient l'intestin. Chez les *Synaptes*, il s'étend en ligne droite de la bouche à l'anus (fig. 167). Dans toutes les autres Holothurides, il est recourbé en forme d'S, et présente par conséquent trois sections : une section buccale descendante, une section moyenne ascendante ; une section rectale, encore descendante.

C'est chez les Holothurides que le système des mésentères, résultant de l'accolement des parois des vésicules péritonéales, a subi le moins de régression. Un mésentère externe s'étend tout le long de l'intestin, présentant comme lui trois parties se faisant suite (mésentères dorsal, latéral et ventral). Sur la génératrice diamétralement opposée de l'intestin court un *mésentère interne*, ayant la forme d'une bande membraneuse dont le bord est libre dans la cavité générale. La résorption de la membrane mésentérique ne s'est pas produite entre la première et la seconde cour-

bure de l'intestin. Les deux portions du mésentère interne, qui correspondent à ces deux courbures, se continuent donc l'une par l'autre, et forment ainsi une membrane reliant ces deux anses. Toutefois dans toutes les parties mésentériques conservées, de nombreuses perforations se sont produites, qui donnent à ces membranes l'aspect d'un réseau, et permettent une facile circulation au liquide cœlomique.

Un des faits les plus caractéristiques de l'organisation des Holothurides est la présence à peu près constante de diverticules cœcaux, à ramifications arborescentes, attachés au rectum, et s'étendant dans toute la longueur du corps. Les *Synaptes* seules en sont dépourvues. Il en existe normalement deux, rarement trois (*Haplodactyla*), ou même quatre (*Psolus*, *Echinocucumis*, *Rhopalodina*), ce sont les *poumons;* ils paraissent en effet jouer un rôle respiratoire; mais, d'après Hérouard, leur rôle principal serait surtout locomoteur ; l'eau, entrant par l'anus, les dilaterait, et le liquide de la cavité générale, comprimé par cette augmentation de leur volume, tendrait la paroi du corps, la rendrait rigide, de façon à donner aux muscles un point d'appui, qu'ils ne sauraient trouver en l'absence de toute espèce d'organe squelettique.

Tube digestif des Crinoïdes. — Chez les Crinoïdes, la bouche et l'anus sont situés sur la face opposée au calice, la première à peu près au centre, le second dans un interradius, qui est, par définition, l'interradius impair postérieur. L'œsophage descend obliquement en arrière et à droite, et aboutit à un large estomac, placé dans la région inférieure du corps; à la suite de ce dernier, vient l'intestin, qui fait de droite à gauche un tour complet autour de l'axe du corps, puis remonte pour se terminer à l'anus. Cet orifice est à l'extrémité d'un tube saillant à la surface du disque, et qui, dans les formes fossiles, présente parfois des plaques de soutien calcaires. Çà et là se présentent des diverticules, qui sont sans doute des glandes digestives.

§ 7. — *Appareil circulatoire.*

L'étude de ce qu'on peut appeler l'*appareil circulatoire* des Échinodermes est extrêmement compliquée, à cause des connexions multiples qu'il présente, à cause surtout de la différence profonde qu'il offre avec ce qu'on voit chez les Vertébrés, auxquels notre esprit cherche trop volontiers à assimiler tous les êtres.

On peut diviser son étude en quatre parties :

A. L'appareil ambulacraire.

B. Les cavités sous-ambulacraires.

C. L'appareil plastidogène.

D. L'appareil absorbant.

A. Appareil ambulacraire. — On désigne sous le nom d'*appareil ambulacraire* un appareil d'irrigation, qui affecte des rapports plus ou moins directs avec le milieu extérieur.

Sa constitution est assez simple et très constante. Nous le décrirons d'abord chez les Étoiles de mer (1), qui sont les plus

Fig. 168. — Vue interne du péristome d'*Asterina gibbosa;* gr. 8 fois. — B, bouche ; *h*, canal hydrophore ; *aa*, anneau ambulacraire ; VP, vésicule de Poli ; VT, vésicule de Tiedemann ; *va*, vésicules ambulacraires ; *os*, organe sacciforme ; *al*, anneau labial ; *csa*, cavité sous-ambulacraire ; *o*, orifices interradiaux faisant communiquer l'anneau labial avec la cavité générale ; *o'*, orifices intervertébraux faisant communiquer la cavité sous-ambulacraire avec la cavité générale ; SG, glande ovoïde (= stolon génital) ; *pla*, plaques ambulacraires ; *ma*, muscles des plaques ambulacraires ; *p*, piliers reliant le tégument de la face orale au tégument dorsal (Cuénot).

simples et les mieux connues à cet égard et que nous choisirons pour types dans les diverses parties de cette étude.

1° *Stellérides.* — Nous prendrons pour point de départ l'endroit où l'appareil communique avec l'extérieur, la *plaque hydrophore* (fig. 172, *f*). Cette plaque, placée toujours dans un interradius, est percée de pores et de canalicules qui la traversent de part en part. Ils conduisent dans un canal à parois nettes, connu sous le nom de *canal du sable*, ou mieux de *tube hydrophore*

(1) Edm. Perrier et J. Poirier, C. R. XCIV, 1882

(fig. 168, *h*; 174, *c*; 172, *g*) (1). Il part de la plaque hydrophore, traverse tout le corps et aboutit, toujours dans un interradius, à un vaisseau annulaire entourant la bouche, l'*anneau ambulacraire* (fig. 168, *aa*). De celui-ci partent cinq vaisseaux, dans la direction des rayons (fig. 172, *i*). Ces vaisseaux, les *canaux ambulacraires*, occupent le fond de la gouttière du même nom, à la face externe des plaques qui la forment (fig. 156, *h* et 170, *b*). De plus, à l'anneau ambulacraire se rattachent (fig. 168, VP) les cinq *vésicules de Poli*, placées dans les interradius, et les dix *corps de*

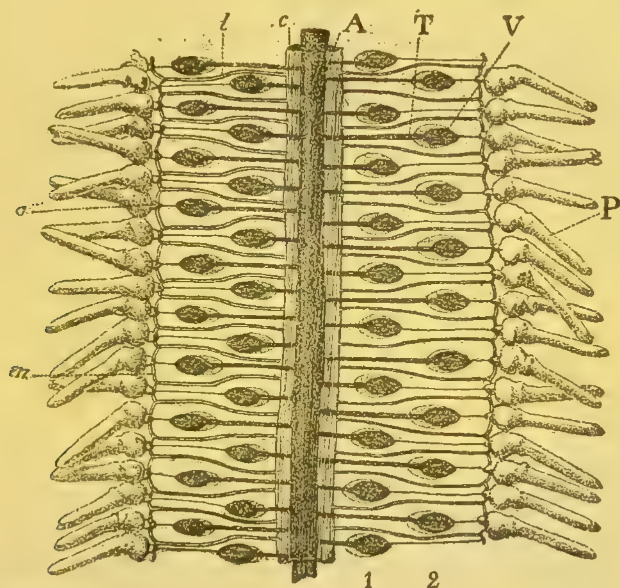


Fig. 169. — Vue interne d'un ambulacre d'*Asterias glacialis*. — A, canal radial ambulacraire; T, canaux transverses ; V, vésicules ambulacraires sur quatre rangs : 1, rang interne ; 2, rang externe ; *c*, cavité sous-ambulacraire ; *l*, canaux latéraux, allant au canal marginal, *m* ; *o*, orifices intervertébraux ; P, piquants (Ed. Perrier).

Tiedemann (fig. 168, VT), placés de chaque côté des premières.

Ces derniers organes, sur lesquels nous aurons à revenir, sont des *organes plastidogènes*; ils sont chargés de produire des globules amiboïdes, semblables à ceux du liquide de la cavité générale, et qui nagent dans le liquide ambulacraire.

Les canaux ambulacraires sont logés dans le sillon ambulacraire à l'extérieur du squelette vertébral; ils se prolongent jusqu'à l'extrémité des bras, où ils se terminent en cœcum par un petit tube saillant, le *tentacule impair*. Dans toute leur étendue (fig. 169), ces canaux donnent à droite et à gauche des rameaux

(1) Le premier nom lui vient de ce que ses parois s'incrustent de calcaire. Il présente à son intérieur des replis également incrustés, de forme très variable.

transverses (fig. 169, T et 170, *b*). Ces rameaux aboutissent à une petite distance à des organes spéciaux, que l'on nomme les *pieds* ou les *tubes ambulacraires*. Ces tubes très mobiles (fig. 170, *b'*) ont une direction normale à la paroi du corps, et font saillie extérieurement; ils se terminent, sauf chez les *Astropectinidés*, par une petite ventouse.

Vers l'intérieur, ils se prolongent bien au delà du point où ils reçoivent le vaisseau transverse, traversent la rangée de plaques ambulacraires, dans les trous que nous avons décrits entre chaque vertèbre, et se terminent à l'intérieur du corps par une grosse vésicule close (fig. 170). Ces organes, grâce à la ventouse qu'ils portent à leur extrémité, sont les organes de la locomotion. Ils sont disposés très régulièrement, comme les arbres d'une promenade, suivant deux ou quatre rangées dans chaque sillon ambulacraire (fig. 169). De là est venu à l'ensemble le nom d'ambulacre (*ambulacrum*, promenade).

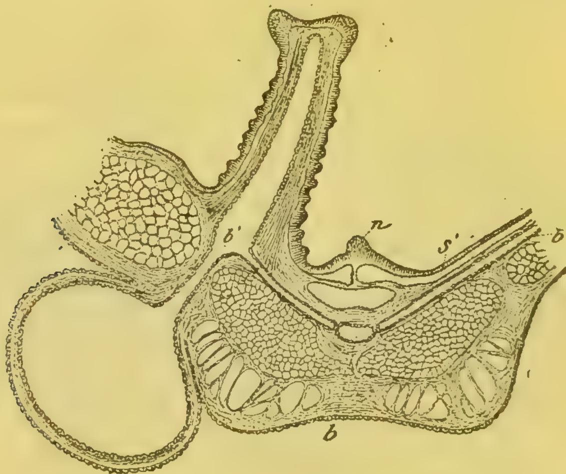


Fig. 170. — Coupe de la gouttière ambulacraire d'une *Asterias rubens*. Gr. 12 fois. — *b*, canal radial ambulacraire; *b'*, tube ambulacraire, relié au précédent par un tube transversal, *b*; il se termine à l'intérieur par une ampoule, traverse le tégument à travers une échancrure faite dans la plaque ambulacraire, et se termine extérieurement par une ventouse; *s'*, système des cavités sous-ambulacraires; *n*, bourrelet externe du septum, dans lequel est creusé le tube plastidogène (Cuénot).

Si on laisse de côté les Crinoïdes, chez lesquels la disposition de l'appareil circulatoire diffère notablement, et qui doivent par suite être, à ce point de vue, étudiés à part, les autres classes d'Échinodermes présentent un appareil ambulacraire tout à fait semblable à ce que nous venons de décrire.

2° *Ophiurides*. — Chez les Ophiurides, la plaque hydrophore a passé sur la face ventrale; le tube hydrophore, au lieu de traverser le corps d'un pôle à l'autre, se recourbe donc; de là quel-

ques modifications, dont la plus importante à citer en ce moment est la disparition de la vésicule de Poli correspondant à l'interradius qui comprend le tube hydrophore.

3° *Echinides.* — Chez les Oursins, l'anneau ambulacraire est sur la face supérieure de la lanterne d'Aristote (fig. 166) ; il porte dans les interradius, cinq petits corps appendiculaires sphériques (*v*), qui sont souvent désignés sous le nom de *vésicules de Poli;* mais ils n'ont rien de commun avec les organes désignés sous ce nom chez les Étoiles de mer; ils sont homologues aux *vésicules de Tiedemann*, nous devons donc les désigner sous ce nom. Dans les radius, partent cinq canaux ambulacraires, qui descendent entre les mâchoires, passent sous les apophyses myophores, et remontent à l'*intérieur* du test, sur le milieu des zones ambulacraires; ils donnent, comme dans les Étoiles de mer, naissance à des vaisseaux transverses, aboutissant aux tubes ambulacraires. A leur extrémité supérieure, au pôle apical, ils se terminent en cœcums au-dessous des pores des plaques neurales. A droite et à gauche, partent les tubes latéraux destinés aux pieds ambulacraires. Ils aboutissent à une grosse vésicule (*as*), d'où partent deux tubes (*ae*, *af*) qui traversent le test et se réunissent ensuite pour former le pied ambulacraire (*ag*). Chaque tube passe par un pore spécial. De là la disposition si caractéristique des pores par couples, que nous avons décrite à propos du test. Le pied ambulacraire se termine par une ventouse, comme chez les Astéroïdes. Cette ventouse est peu développée chez les Cidaridiens, qui se servent surtout de leurs radioles pour la locomotion.

Souvent les tubes inférieurs ont seuls la forme typique, les supérieurs sont pointus, et ne peuvent servir qu'à la respiration. C'est notamment le cas des tubes qui sortent par les gros pores de la région pétaloïde des Clypéastres.

4° *Holothurides.* — Bien que conservant les mêmes caractères de structure fondamentaux, l'appareil ambulacraire des HOLOTHURIDES est légèrement modifié (fig. 171). Le tube hydrophore ne s'ouvre plus à l'extérieur, sauf dans quelques Holothuries des grands fonds, où il aboutit à un pore dorsal médian. En général, il se termine dans la cavité générale par un renflement réniforme (*pm*), percé de trous, établissant la communication de sa lumière avec le cœlome. Dans l'épaisseur de ses parois se déposent de nombreux corpuscules calcaires, qui représentent la plaque hydrophore. Cette terminaison est assez voisine du pôle oral. Le tube hydrophore (H) est court, contourné, et aboutit à l'anneau ambulacraire, dans l'interradius dorsal. Cet anneau très volumineux (A) occupe l'extrémité postérieure du bulbe pha-

ryngien, comme chez les Oursins; il porte une *vésicule de Poli*, unique (P), volumineuse, placée longitudinalement dans la cavité générale. De la partie antérieure de l'anneau, partent les 5 canaux ambulacraires (R), qui descendent le long du bulbe, passent sous les fourches que présentent en avant les fleurons radiaux (*f*) de la couronne calcaire, puis se réfléchissent (R″) le long de la

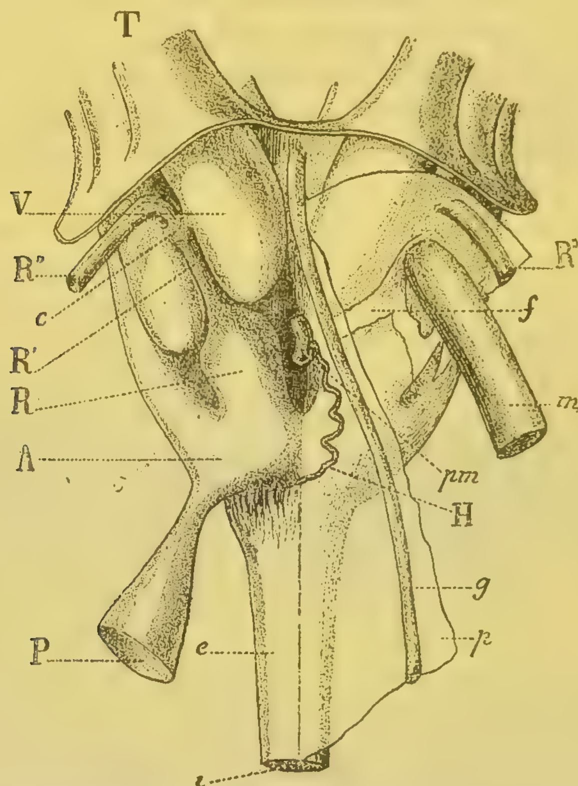


Fig. 171. — Bulbe buccal de *Cucumaria Planci*. [Les fleurons de la couronne ont été enlevés à gauche, ainsi que le muscle, pour montrer les parties sous-jacentes.] A, anneau ambulacraire; P, vésicule de Poli, sectionnée près de sa base; H, tube hydrophore; R, canal ambulacraire; R′, sa partie rétrécie, audessous du fleuron radial; R″ sa portion réfléchie, suivant la paroi du corps; *c*, communication du canal ambulacraire avec les vésicules V des tubes tentaculaires; — T, tentacule; *f*, fleuron radial; *m*, muscle rétracteur; *pm*, plaque hydrophore; *e*, estomac; *i*, intestin; *p*, mésentère dorsal; *g*, conduit génital (d'après Hérouard, mais un peu modifié).

paroi du corps, qu'ils suivent jusqu'à l'extrémité anale. Ces canaux communiquent latéralement, soit directement (fig. 173), soit à l'aide de canaux transverses, avec les tubes ambulacraires, identiques à ceux des Stellérides, et munis comme eux d'une vésicule interne (fig. 173, V).

Ils sont en général localisés dans le voisinage immédiat du vaisseau ambulacraire, et disposés en séries longitudinales (1,

2 ou 4 dans chaque ambulacre). Nous avons vu que dans les Holothuries rampantes (Élasipodes, *Stichopus*, *Psolus*) ils sont très réduits sur la face dorsale, ou se transforment en longs appendices respiratoires. Fréquemment l'arrangement linéaire disparaît, et les tubes ambulacraires peuvent envahir même les zones anambulacraires, de façon à couvrir uniformément toute la surface du corps (*Thyone*, *Thyonidium*, *Phyllophorus*, beaucoup d'*Holothuria*). Ils disparaissent complètement chez les *Apodes*, qui occupent à ce point de vue une place à part, non seulement parmi les Holothurides, mais même dans les Échinodermes.

Les tentacules péribuccaux ne sont que les représentants de tubes ambulacraires. Ils naissent comme eux sur les côtés des canaux ambulucraires (fig. 171, *c*), dans leur portion pépharyngienne, et se composent de deux parties : une partie externe, ramifiée, le tentacule proprement dit (T) ; une partie interne, vésiculeuse (V), qui est appliquée contre le bulbe pharyngien, et dont l'extrémité postérieure atteint presque l'anneau ambulacraire, mais ne communique pas avec lui, comme on l'a cru jusqu'ici. C'est, on le voit, exactement la même disposition que pour les tubes ambulacraires.

Le nombre normal des tentacules est de 10, mais il peut s'accroître jusqu'à 12, 20 ou 25. Ils sont disposés en un seul cercle, sauf dans des cas fort rares (*Phyllophorus*) où le premier cercle est doublé d'un second cercle de tentacules plus petits.

Très abondamment ramifiés chez les Dendrochirotes (sauf *Rhopalodina*), ils sont digitiformes ou élargis en bouclier, dans les autres groupes; ils représentent seuls les tubes ambulacraires chez les Apodes; encore n'ont-ils pas de vésicules dans la famille des *Synaptidés*.

Ils peuvent s'invaginer plus ou moins dans la première partie du tube digestif, particulièrement chez les Dendrochirotes, où tout le péristome suit leur mouvement de rétraction.

B. Cavités sous-ambulacraires. — L'appareil ambulacraire est accompagné dans toutes ses parties par un ensemble de cavités dépendant de la cavité générale, auxquelles nous donnerons le nom de *cavités sous-ambulacraires* (*cavités périhémales*, *cavités vasculaires*, etc.).

1° *Stellérides*. — Prenant toujours pour types les Etoiles de mer, on peut distinguer dans cet appareil trois parties :

1° La partie centrale est un canal annulaire, que nous pouvons appeler l'*anneau labial*, situé au-dessous de l'anneau ambulacraire (fig. 172, *o*).

2° Cet anneau donne naissance à 5 *canaux radiaux sous-ambu-*

lacraires (*p*) (*vaisseaux périnerviens, canaux périhémaux*), recouvrant les canaux ambulacraires de chaque bras, et placés entre ceux-ci et la paroi du corps (fig. 158, *k*, *o*; fig. 169, *c* et fig. 170, *s'*); des cloisons longitudinales peuvent les diviser en 2 ou 3 canaux (fig. 158); mais ces cloisons sont peu constantes; elles sont d'ailleurs toujours incomplètes et percées de grands orifices, qui font réellement de cet ensemble un canal unique. Au niveau de chaque pied ambulacraire, ce dernier donne une branche transverse accompagnant le canal ambulacraire transverse, et envoyant au pied lui-même un petit canal qui court dans la paroi.

3° D'autre part, le cercle labial communique sur l'un des interradius avec une vaste cavité, divisée par des replis membraneux en cavités secondaires. C'est l'*organe sacciforme* (fig. 172, *n* et 174, *h*) (*canal axial, sinus glandulaire*, etc., des divers auteurs) qui con-

Fig. 172. — Coupe verticale schématique d'une Astérie : — *a*, bouche; *b*, estomac; *c*, rectum; *d*, cœcum rectal; *e*, anus; *f*, plaque hydrophore; *g*, canal hydrophore (c. du sable); *h*, anneau ambulacraire; *i*, canal ambulacraire; *k*, vésicules ambulacraires; *l*, tubes ambulacraires; *m*, cœcum intestinal; *n*, corps plastidogène à l'intérieur de l'organe sacciforme; *o*, anneau labial; *p*, canal sous-ambulacraire; *q*, anneau dorsal; *r*, ses anses; *s*, branches des glandes génitales; *u*, corps plastidogène de la cavité générale; *v*, anneau nerveux; *x*, nerf radiaire; *y*, œil; *z*, glandes génitales.

tient à son intérieur le tube hydrophore et la partie la plus importante de l'appareil plastidogène, que nous étudierons tout à l'heure sous le nom de *glande ovoïde*. Ce sac s'étend, comme le tube hydrophore, jusqu'à la plaque hydrophore, et quelques-uns des canaux de celles-ci, aboutissant dans son intérieur, établissent ainsi une communication, peu importante d'ailleurs, entre l'extérieur et l'ensemble des cavités sous-ambulacraires (fig. 174). A son extrémité aborale, l'organe sacciforme communique avec un nouveau canal annulaire, l'*anneau dorsal* (fig. 172, *q*). Celui-ci donne enfin naissance à 5 paires de canaux interradiaux (*r*,*s*), dilatés à leur extrémité, et entourant les organes génitaux dans une poche close.

Cet ensemble complexe de cavités bien limitées n'est, avons-nous dit, qu'une dépendance de la cavité générale. Il communique en effet avec elle par deux séries d'orifices : 1° le cercle labial, en

présente cinq dans les interradius, au bout de cinq courts canaux (fig. 168, *o*). 2° Dans chaque vertèbre, entre les plaques ambulacraires et adambulacraires, il s'en trouve également un de chaque côté (fig. 168, *o'*, fig. 169, *o*).

De tout ce qui précède, il résulte que le liquide de la cavité générale est en connexion indirecte, d'une part avec les parois du tube digestif, d'autre part, dans les cavités sous-ambulacraires, avec le liquide ambulacraire dont le rôle respiratoire nous est connu. Le liquide cœlomique peut donc se charger à la fois et de l'oxygène et des substances assimilables fournies par l'intestin. Bien qu'il n'existe pas de courant régulier, on peut admettre qu'il porte aux tissus ces diverses substances. C'est donc ce liquide qui remplit le rôle principal du sang. Aussi a-t-on souvent donné le nom d'*appareil sanguin* à l'ensemble des cavités sous-ambulacraires. Mais il est difficile d'admettre une assimilation aussi complète avec ce qui se passe chez les Artiozoaires.

En réalité, on peut homologuer avec plus de raison l'appareil sous-ambulacraire aux dépendances de la cavité générale des Vers, qui renferment également un liquide analogue. Or rappelons que, chez ces derniers, il existe en outre un véritable appareil circulatoire, un appareil sanguin réel, qui n'a pas d'homologue chez les Echinodermes, à moins qu'on ne le compare, comme l'ont fait quelques auteurs, à l'appareil ambulacraire. Dans tous les cas, il semble impossible de donner à l'appareil qui nous occupe une dénomination aussi précise que celle d'*appareil sanguin* ou *vasculaire*.

Du reste nous sommes en présence d'êtres dont la physiolologie est toute différente de celle des Vertébrés, et il est vain de vouloir établir une homologie précise entre des groupes si éloignés.

2° *Ophiurides*. — Les Ophiurides présentent un ensemble de cavités sous-ambulacraires de tous points semblable à celui des Étoiles de mer, et offrant les mêmes connexions.

3° *Échinides*. — Il existe également chez les *Oursins* des cavités sous-ambulacraires. Elles sont ici formées par un tube continu, à peu près régulier et sans cloisonnement longitudinal (fig. 166, *ac*). Elles suivent le vaisseau ambulacraire, et sont placées extérieurement, c'est-à-dire entre lui et le test. C'est le canal désigné par Prouho sous le nom d'*espace périnervien* ou *extranervien*. Kœhler l'avait pris pour un second vaisseau ambulacraire, communiquant avec le premier, près de son origine. Chez les Spatangues, ces cavités débouchent dans un anneau labial, tout comme chez les Stellérides, mais cet anneau ne se développe pas chez les Oursins pourvus d'un appareil masticateur. Les cavités sous-ambulacraires s'oblitèrent avant d'arriver à l'anneau nerveux. Bien qu'on n'ait pas décrit de communication de ces cavités avec la cavité générale, on doit encore les considérer, par leurs rapports morphologiques, comme une dépendance de celles-ci. Les autres parties de l'appareil sous-ambulacraire ont disparu, en tant qu'organes ayant une autonomie spéciale. La cavité de l'organe sacciforme (*ai*) est en effet complètement remplie, comme nous le verrons bientôt, par les replis de l'organe ovoïde ou corps

plastidogène. Peut-être cependant peut-on retrouver les restes de cette cavité dans un canal qui longe la glande ovoïde et le tube hydrophore, et vient s'ouvrir comme ce dernier au-dessous de la plaque hydrophore. Ce canal découvert par Agassiz, puis retrouvé et mieux décrit par Edm. Perrier, Kœhler et Prouho, est connu sous le nom de *canal madréporique*, ou mieux *canal annexe de la glande ovoïde*.

4° *Holothurides.* — Au point de vue des cavités sous-ambulacrai-

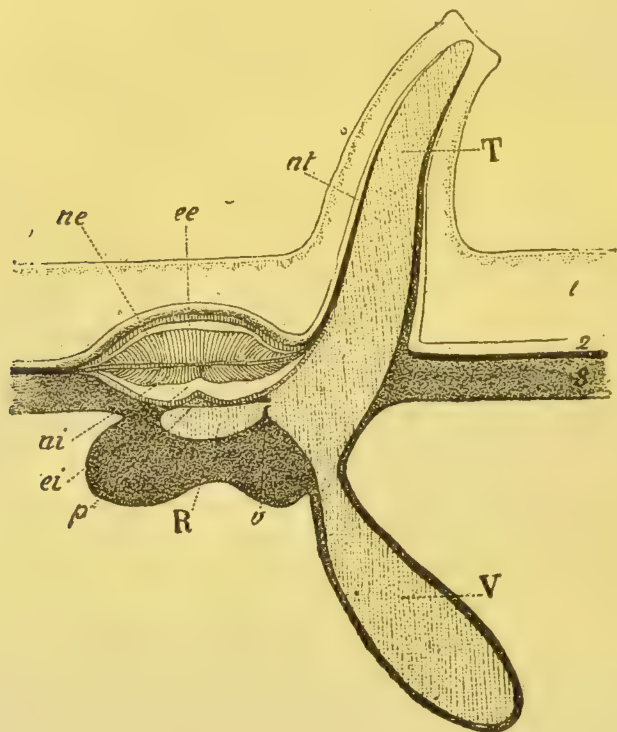


Fig. 173. — Coupe transversale d'un ambulacre d'Holothurie, un peu schématisée. — 1, 2 et 3, les trois zones de la paroi ; R coupe du canal ambulacraire radial ; V et T, vésicule et tube ambulacraires ; *v*, valvule commandant la communication de ces parties avec le canal ambulacraire ; *ne*, *ni*, nerfs radiaux externe et interne ; *nt*, nerf du tube ambulacraire ; *ee*, espace supra- (intra-nervien) ; *ei*, espace sub-nervien (cavité sous-ambulacraire) ; *p*, coupe du cordon radial plastidogène (d'après Hérouard, mais modifié).

res, les Holothurides présentent une profonde ressemblance avec les Oursins. Il existe cinq canaux sous-ambulacraires, accompagnant dans toute leur longueur les canaux ambulacraires, et extérieurs à ceux-ci (fig. 173, *ni*). Ce sont les *espaces sub-nerviens* d'Hérouard. Comme chez les Oursins, ces canaux n'ont plus de connexion avec la cavité générale. Entre le pharynx et les parties que nous avons décrites autour de celui-ci dans l'appareil ambulacraire, se trouve un espace dépendant de la cavité générale, et parcouru par de nombreux tractus, servant à fixer le pharynx. C'est

le *sinus pépharyngien*. Sur le pourtour même de la bouche, les tractus disparaissent, de façon à laisser libre la lumière d'un canal circulaire, le *sinus circumbuccal*, à parois mal limitées. On a voulu voir là le représentant de l'anneau labial. Dans tous les cas, son individualité serait bien affaiblie. C'est contre ce sinus, que les canaux sous-ambulacraires viennent finir en culs-de-sac. Ils en sont constamment séparés par une membrane, dont la finesse, à vrai dire, semble parler en faveur d'une communication autrefois existante avec la cavité générale, mais aujourd'hui disparue, au moins dans les types étudiés à ce point de vue. La partie correspondant à l'organe sacciforme des Astéroïdes, qui était déjà si réduite chez les Oursins, l'est encore davantage chez les Holothurides. Le canal hydrophore est rattaché à la paroi du corps par un repli mésentérique, comme chez les autres Échinodermes. Ce mésentère est creusé de lacunes irrégulières, mais il est impossible d'y trouver une cavité bien nette, comparable même au canal annexe des Oursins. Nous n'avons donc ici qu'un représentant en quelque sorte virtuel de l'organe sacciforme.

C. Appareil plastidogène. — Une troisième série d'organes forme l'*appareil plastidogène* ; ce sont ces organes qui donnent naissance aux corpuscules de la cavité générale.

La partie principale de cet appareil peut être désignée sous le nom de *glande ovoïde* ou *organe plastidogène*. Cet organe a été décrit successivement comme cœur, branchie, glande, organe chromatogène, etc. Cet organe (fig. 174, *g*), chez les Stellérides, est logé dans l'intérieur de l'organe sacciforme (*h*) ; il est accolé contre ses parois, et flotte par sa partie libre. Il est constitué par un lacis conjonctif très compliqué, limitant de nombreuses aréoles. Les tractus sont couverts de cellules ; arrivées à maturité, ces cellules se détachent et, après avoir traversé les aréoles, s'échappent dans les diverses parties dépendant de la cavité générale. Elles deviennent amiboïdes ; ce sont elles qui forment les corpuscules du liquide cœlomique Vers la partie dorsale, la glande ovoïde envoie un prolongement latéral (fig. 174, *l*, et 172, *u*), qui perce la paroi de l'organe sacciforme, et constitue un appendice en forme de glande en grappe dans la cavité générale, où elle verse directement les cellules qu'elle forme.

Cet organe central se prolonge inférieurement jusqu'à l'anneau labial. Là, il se rattache à un septum conjonctif qui divise cet anneau en deux parties superposées. Ce septum se continue à son tour dans les cavités sous-ambulacraires des bras, par un autre septum vertical, qui court tout le long de ces cavités et les divise en deux rampes juxtaposées (fig. 170) ; parfois même, il en existe

trois, dont une supérieure médiane, communiquant avec les deux rampes inférieures par de nombreux orifices percés dans la partie horizontale du septum (fig. 158, *o*, *k*). Le septum de l'anneau labial n'est jamais plastidogène, mais celui des canaux, représentant sa fonction originelle, est souvent creusé d'aréoles semblables à celles de la glande ovoïde.

A la partie supérieure, le corps plastidogène arrive également jusqu'au cercle aboral. Il se continue à son intérieur (fig. 174, *g'*), par un bourrelet saillant sur la paroi interne de cet anneau. Ce bourrelet se prolonge lui-même dans les cinq cavités périgénitales par autant de bourrelets, qui, à leur extrémité, sont enfin

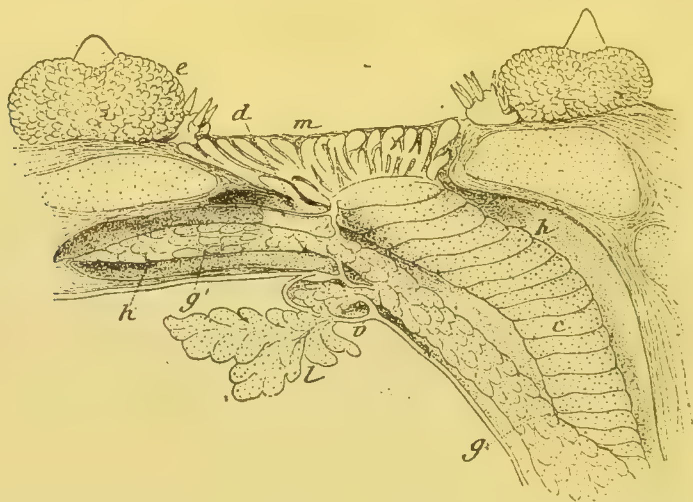


Fig. 174. — Plaque hydrophore et parties adjacentes d'une *Asterias glacialis*. Gr. 7 fois. — *e*, piquant entouré de sa collerette de pédicellaires croisés ; *m*, plaque hydrophore, percée de trous ; *h*, organe sacciforme (= sinus axial) ; *h'*, dilatation ampullaire de ce sac ; *c*, canal hydrophore ; (= c. du sable) ; *d*, dilatation ampullaire de ce canal ; *g*, glande ovoïde ; *g'*, sa terminaison dans l'ampoule ; *v*, anneau aboral du système sous-ambulacraire ; *l*, glande lymphatique de la cavité générale (Cuénot).

en connexion intime avec les organes génitaux ; on peut dire que ces derniers ne sont qu'une dépendance spécialisée de l'appareil plastidogène.

2° *Ophiurides*. — Ce que nous venons d'étudier chez les Étoiles de mer, se retrouve chez les Ophiurides. Mais on n'a pas encore signalé de connexions nettes, entre le corps plastidogène et les organes génitaux.

3° *Echinides*. — L'appareil plastidogène des *Oursins*, étudié avec grand soin dans ces dernières années, ne diffère pas en somme de celui des Stellérides. Sa partie la plus développée est la *glande ovoïde* (fig. 166, *ai*) ; on lui avait aussi longtemps donné la fonction de cœur. Elle remplit complètement la cavité de l'organe sacci-

forme, qui est réduite au petit canal que nous avons appelé canal annexe. Les lacunes de la glande ovoïde communiquent à leur partie inférieure par un fin pédoncule avec un anneau spongieux (fig. 166, *al*), appliqué contre l'anneau ambulacraire, parfois même creusé dans son épaisseur.

A quoi correspond cet anneau, auquel on donne le nom d'*anneau de Tiedemann* ou *anneau de Poli?* Il est évident d'après ses connexions qu'il représente le septum radial qui divise l'anneau labial des Étoiles de mer. Chez les Oursins cet anneau est plastidogène; nous ne pouvons retrouver de connexion avec l'anneau labial, puisque celui-ci a disparu. Mais ces connexions se retrouvent dans les Spatangues, qui possèdent un anneau labial.

L'anneau de Tiedemann donne, de plus, cinq prolongements creux, radiaux, qui descendent le long de l'œsophage et remontent le long des radius, entre le vaisseau ambulacraire et la cavité sous-ambulacraire correspondante (espace intra- ou périnervien). Prouho leur donne le nom de *lacunes radiales*. Ce sont les *tubes* ou *cordons plastidogènes*, homologues aux septa radiaux des cavités sous-ambulacraires des Étoiles de mer.

Enfin, l'anneau de Tiedemann envoie des prolongements aux cinq vésicules de Tiedemann (vésicules de Poli des auteurs), dont nous avons déjà parlé à propos de l'appareil ambulacraire, mais qui doivent être considérées comme dépendant de l'appareil plastidogène (fig. 166, *v*) ; elles ont, en effet, identiquement la même structure que les autres parties de l'appareil plastidogène. Mais en même temps ces vésicules reçoivent un rameau de l'appareil ambulacraire qui se ramifie richement à son intérieur. Comment se terminent ces fins canaux? C'est ce qui n'a pu être encore vu avec sûreté, étant données la délicatesse et l'intrication des tissus. Mais au point de vue physiologique, personne ne met en doute la réalité des échanges, dans les vésicules de Tiedemann, de liquide et d'éléments anatomiques entre les deux systèmes plastidogène et ambulacraire. En tout cas, par leur double origine, les vésicules de Tiedemann des Oursins diffèrent des vésicules de Poli des Étoiles de mer, simples diverticules de l'appareil ambulacraire.

En ce qui concerne les connexions de la glande ovoïde à son extrémité dorsale, Prouho, qui a porté son attention spécialement sur ce sujet, n'a pu retrouver de rapports d'origine entre cet organe et les organes génitaux. A leur début, les glandes génitales sont bien en contact avec l'extrémité supérieure du corps plastidogène, mais il existe toujours une fine membrane qui sépare ces deux organes. C'est là un cas d'accélération embryogénique qui n'est pas sans exemple dans la série animale.

Très fréquemment, deux organes qui naissaient primitivement l'un de l'autre arrivent, dans certains types plus différenciés, à se former indépendamment.

4° *Holothurides.* — Comme les autres parties de l'appareil circulatoire, l'appareil plastidogène des Holothurides a beaucoup de rapports avec celui des Oursins. Toutefois, une différence remarquable le sépare de ce que nous avons vu à la fois et dans cette dernière classe, et chez les autres Échinodermes. *La glande ovoïde n'y existe pas*, ou du moins ne présente pas le développement et les dispositions qu'elle offre partout ailleurs. Dans le mésentère qui relie à la paroi le canal hydrophore, et où n'existent que des traces de l'organe sacciforme, se trouve incluse la glande génitale unique des Holothurides. Cette glande, qui affecte partout des rapports si étroits avec l'organe ovoïde, peut à la rigueur être considérée comme résultant, chez les Holothurides, d'une modification immédiate de cet organe. Celle-ci perdrait donc son rôle physiologique habituel. Les connexions sont d'ailleurs conservées, identiques à ce que nous avons vu jusqu'ici. De l'une des extrémités de cette glande, sur laquelle nous reviendrons plus tard, part un cordon lacunaire, qui se relie à un anneau placé au sommet interne du bulbe pharyngien. La disposition de celui-ci est identique à ce que nous ont montré les Oursins. Il s'en détache dans les radius cinq cordons plastidogènes, qui descendent le long du bulbe, puis remontent le long de la paroi du corps, inclus dans la membrane qui sépare le canal ambulacraire de l'espace sous-ambulacraire (fig. 173, *p*). Comme chez les Oursins, ces cordons donnent un filet à chaque tube *ambulacraire.*

D. Appareil absorbant. — Chez les Echinides et les Holothurides, aux appareils précédents s'ajoute un quatrième appareil chargé de recueillir les produits de la digestion, pour les transporter dans l'économie. C'est l'*appareil absorbant.*

Dans le premier de ces groupes, l'origine de ces conduits est un riche réseau de fines lacunes (fig. 165 et 166), ménagées entre le mésentère et la paroi de la première courbure de l'intestin. Ces lacunes aboutissent à deux *canaux marginaux* (fig. 166, *ao*, *an*), dépourvus de parois propres, placés entre les deux lames des mésentères, aux points où elles s'attachent à l'intestin. Ils courent ainsi le long de deux génératrices opposées : l'une interne, l'autre externe. L'interne (*an*) se continue le long de l'œsophage, et aboutit dans la portion annulaire de l'appareil plastidogène, l'anneau de Tiedemann ; l'autre s'atténue à ses deux extrémités.

Chez les Holothurides, la disposition est exactement la même, avec cette différence toutefois, que les deux canaux marginaux

aboutissent à l'anneau de Tiedemann. De plus, les lacunes existent sur toute l'étendue de l'intestin.

La disposition des lacunes d'absorption chez les Oursins, semble confirmer l'idée énoncée plus haut, que le tube digestif remplit un double rôle. La première partie, qui a seule des rapports avec l'appareil absorbant, joue évidemment le rôle le plus important dans la digestion et dans l'absorption. La seconde partie, qui reçoit le siphon intestinal est plutôt respiratoire.

Appareil circulatoire des Crinoïdes. — L'appareil circulatoire des Crinoïdes diffère notablement de ce que nous avons décrit dans les autres classes d'Echinodermes. Il présente une complication plus grande encore, mais est aujourd'hui bien connu, grâce aux travaux de Ludwig, de William et Herbert Carpenter, et surtout d'Edmond Perrier, qui a consacré à l'étude de l'organisation et du développement de la Comatule un mémoire important. La disposition générale de l'ensemble de cet appareil est représentée dans la planche I. Comme précédemment, on peut y distinguer quatre parties.

1° *Appareil ambulacraire.* — Il se compose toujours (Pl. I) d'un anneau (*aa*) entourant l'œsophage et donnant naissance : 1° à 20 canaux tentaculaires, semblables à ceux des Holothuries, et se rendant aux cinq groupes de quatre tentacules qui entourent la bouche (*tp*) ; 2° à 5 canaux radiaux ambulacraires (*va*). Ceux-ci se bifurquent bientôt pour se rendre dans les bras, qu'ils accompagnent jusqu'à leur extrémité, donnant un rameau à chaque pinnule. Le canal brachial ambulacraire est placé sur la face orale du bras (fig. 175, *va*). Il ne porte pas de pieds ambulacraires. Mais ceux-ci sont remplacés par des tentacules de même nature et de même origine que les tentacules péribuccaux. A l'origine en effet, avant la formation des bras, la membrane périorale porte 25 tentacules semblables : 20 d'entre eux deviennent les tentacules buccaux groupés par 4, les autres sont emportés au bout des bras, et forment le premier tentacule de chacun d'eux.

Les tentacules (Pl. I, *tr*, *tb*) se montrent sur toute l'étendue des bras, sauf sur la première pinnule externe de chaque bras ; ils sont disposés par groupes de trois, dont le plus éloigné du disque est de beaucoup le plus grand et le plus mobile. Leur surface est irrégulièrement couverte de papilles, terminées par des soies rigides, et qu'on considère comme des organes des sens. Malgré la différence de fonction, ces tentacules sont incontestablement les homologues des tubes ambulacraires des autres Echinodermes.

Nous avons retrouvé jusqu'ici toutes les parties de l'appareil ambulacraire typique, à peine modifiées. Il nous reste à voir ce

que devient l'appareil hydrophore. Si on s'adresse à une jeune larve de Comatule, qui vient de se fixer et est encore dépourvue de bras, qui en un mot appartient encore à la phase *cystidéenne*, on constate que l'anneau ambulacraire est en relation avec l'extérieur par un *tube hydrophore unique*, *continu*, et s'ouvrant au dehors par un entonnoir vibratile, placé tout près de l'anus. A cet état, l'appareil ambulacraire est de tout point comparable à celui des autres groupes, ce tube hydrophore étant absolument homologue au canal du sable ou tube hydrophore des Stellérides et des Oursins.

Mais l'homologie ne tarde pas à être détruite. Dans la phase suivante, connue sous le nom de phase *Phytocrinoïde*, et caractérisée par l'apparition des bras, quatre autres tubes hydrophores font leur apparition et établissent une communication nouvelle entre l'anneau ambulacraire et l'extérieur. Mais ces quatre tubes ne doivent pas être considérés comme étant exactement les homologues du premier, qui reste le seul représentant du canal du sable. Ils naissent en effet d'une façon un peu différente : l'entonnoir vibratile est d'abord entièrement indépendant du tube hydrophore, et ce n'est que plus tard que ces deux parties entrent en relation, en débouchant toutes les deux dans une cavité creusée dans l'épaisseur de la paroi du corps, et qu'on appelle le *sac intrapariétal*. L'ensemble de ces trois parties peut être désigné sous le nom d'*appareil hydrophore*.

Mais les modifications ne s'arrêtent pas là. En effet, après que la Comatule est détachée de son pédoncule, les tubes hydrophores et les entonnoirs vibratiles, les premiers partant de l'anneau ambulacraire, les seconds de l'exoderme, continuent à se multiplier, particulièrement les entonnoirs, dont le nombre atteint plusieurs centaines. Mais il n'y a plus aucune corrélation directe entre les uns et les autres; un certain nombre d'entonnoirs cessent d'entrer en rapport avec les tubes hydrophores, et vont dans certaines régions de la cavité générale; les autres communiquent encore avec les canaux hydrophores, mais indirectement, nous allons voir tout à l'heure par quel procédé.

2° *Cavité générale et ses dépendances.* — On désigne sous le nom de *cavité générale* la cavité comprise entre le tube digestif et la paroi du corps. Elle ne renferme d'autre organe important, que le *stolon génital* (Pl. I, *g*), organe plastidogène, sur lequel nous allons revenir, et qui occupe à peu près l'axe du corps.

La cavité générale est comme toujours formée par deux sacs nés par invagination de l'endoderme. Ils s'accolent, et se placent l'un au-dessus de l'autre. La cavité générale est donc à l'origine formée de deux cavités superposées, séparées par un mésentère

PLANCHE I

COUPE VERTICALE DEMI-SCHÉMATIQUE D'UNE COMATULE.

PLANCHE I

COUPE VERTICALE DEMI-SCHÉMATIQUE D'UNE COMATULE, TANGENTIELLE AU BORD BUCCAL DROIT ET PASSANT PAR LE CENTRE DE LA PLAQUE CENTRO-DORSALE.

N. B. — On a représenté : en *rose*, l'appareil ambulacraire; en *rouge*, l'appareil d'irrigation des entonnoirs ; en *bleu*, l'appareil absorbant; en *violet*, les cavités de l'anneau basilaire et les cavités dorsales des bras.

A, cirres; **D**, tube digestif ; **F**, foie ; **aa**, anneau ambulacraire ; **va**, vaisseau ambulacraire; **tp**, tentacules péribuccaux, disposés par groupes de quatre entre les cinq canaux radiaux; **tr**, tentacules radiaux; **tb**, tentacules brachiaux par groupes de trois ; **h**, tubes hydrophores; **V**, sac viscéral; **S**, sac axial; **AB**, anneau basilaire; **cv**, chambres de l'organe cloisonné ; **csa**, cavité sous-ambulacraire ; **cg**, cavité génitale des bras ; **cd**, cavité dorsale des bras ; **el**, entonnoirs vibratiles péribuccaux, conduisant l'eau dans les mailles du plexus labial et de la cavité axiale; **eg**, entonnoirs vibratiles inférieurs, conduisant l'eau dans les mailles du plexus génital; **pg**, plexus génital ; **pl**, plexus labial; **pv**, plexus viscéral; **g**, stolon génital; **xg**, son prolongement jusqu'au centre de la plaque centro-dorsale ; **rg**, rachis génital des bras ; **AN**, anneau nerveux péribuccal; **CN**, coupe nerveuse entourant l'organe cloisonné ; **n**, filet anastomotique l'unissant à l'anneau nerveux ; **N**, nerfs axiaux ; **R**, rosette ; $\mathbf{R}_1$, $\mathbf{R}_2$, $\mathbf{R}_3$, les trois plaques radiales ; $\mathbf{B}_1 \ldots \mathbf{B}_4$, les quatre premières brachiales ; **sy**, syzygie ; **m**, muscle.

EDMOND PERRIER.



Coupe verticale demi-schématique d'une Comatule.

J.-B. Baillière et fils.

résultant de l'accolement des parois des deux sacs. Les bras naissent à cheval sur cette cloison ; cette dernière se prolonge par suite à leur intérieur, et la cavité des bras se divise par suite, elle aussi, en deux cavités superposées communiquant respectivement avec les deux moitiés de la cavité générale (Pl. I, et fig. 175) : la *cavité sous-ambulacraire* (*csa*), en haut; au contact du canal ambulacraire ; la *cavité dorsale* en bas (*cd*).

Le sac inférieur se prolonge dans le pédoncule, par un tractus auquel prennent part ses deux parois. Sa cavité est par suite devenue annulaire, et on l'appelle quelquefois *anneau basilaire* (Pl. I, AB). Bientôt, le mésentère subit une résorption considérable, et se réduit à un réseau de trabécules, pendant que d'autres trabécules, extrêmement nombreux, se forment, obstruant la cavité générale primitive, et constituent un ensemble difficile à démêler. Ils forment aux divers viscères des gaines qui les entourent sans les toucher. Une d'elles (Pl. I, S) entoure le stolon génital. Une autre est disposée en forme d'entonnoir entre le tube digestif et la paroi du corps à égale distance des deux; on la désigne sous le nom de *sac viscéral* (Pl. I, V).

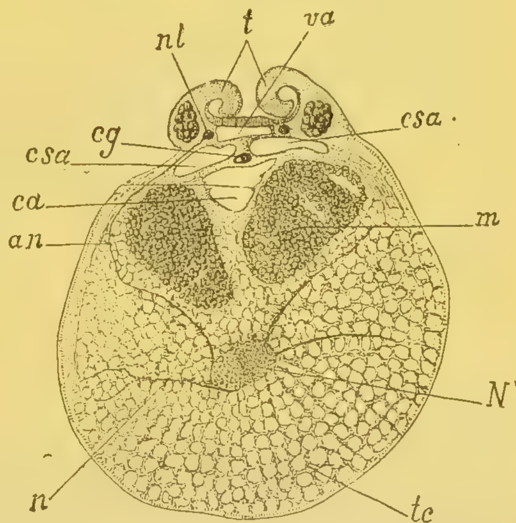


Fig. 175. — Coupe d'un bras de Comatule. — *va*, vaisseau ambulacraire ; *t*, tentacules; *csa*, cavités sous-ambulacraires; *cg*, cavité génitale contenant à son intérieur un rachis génital; *cd*, cavité dorsale; *v*, corbeilles vibratiles creusées dans les parois de cette cavité; N, nerf axial; *nl*, nerfs latéraux ; *an*, anastomose entre les deux nerfs; *m*, muscles ; *tc*, tissu calcifère (Edm. Perrier).

On peut par suite considérer la cavité générale comme formée de 4 parties : 1° l'*anneau basilaire*, dans la région centro-dorsale ; 2° la *cavité sous-tégumentaire* entre le tégument et le sac viscéral ; 3° la *cavité péri-intestinale* placée à l'intérieur de ce sac et contenant le tube digestif; 4° la *cavité axiale* à l'intérieur de laquelle est le stolon génital. Celle-ci se prolonge inférieurement jusqu'au sommet du calice, entourée en ce point de toutes parts par l'anneau basilaire.

Ces diverses divisions se retrouvent dans les bras (fig. 175) où on distingue : une *cavité dorsale* (*cd*), communiquant avec l'anneau basilaire ; une *cavité génitale* (*cg*), en rapport avec la cavité axiale ;

des *cavités sous-ambulacraires* (*csa*), en rapport avec les autres divisions.

3° *Appareil absorbant.* — L'appareil absorbant a pour origine un réseau de canaux ou plutôt de lacunes, le *plexus viscéral* (Pl. I, *pv*) creusé entre le tube digestif et la membrane péritonéale. Ce réseau est en relation : 1° avec un plexus de vaisseaux, entourant le stolon génital et appelé *plexus génital* (*pg*); 2° avec un second plexus annulaire, disposé autour de l'œsophage, et communiquant d'une façon complète avec le plexus génital, c'est le *plexus labial* (*pl*). Autour de ces plexus, les trabécules de la cavité générale, forment des gaines largement fenêtrées, les isolant au moins théoriquement.

Le moment est venu de rechercher les rapports de ces diverses parties et de revenir sur une question réservée plus haut : le sort définitif des tubes hydrophores et des entonnoirs vibratiles. Ces derniers, on se le rappelle, ont atteint un nombre considérable, qu'Edm. Perrier évalue à 500, Ludwig à plus de 1500. Ils couvrent toute la surface orale du disque. Ces entonnoirs, très obliques par rapport à la surface extérieure, se prolongent par des tubes intrapariétaux parfois très longs, parallèles à la paroi. Ils se divisent à ce point de vue en deux groupes : les plus rapprochés de la bouche (Pl. I, *el*) s'inclinent vers le centre ; les autres (*eg*), plus voisins des bords du disque, se dirigent en sens contraire.

Les premiers se terminent dans les gaines qui entourent le plexus labial ; les autres dans les gaines qui entourent le plexus génital.

Ils entrent également en communication avec l'anneau basilaire, et par suite avec les cavités dorsales des bras. Celles-ci renferment sur leur paroi dorsale des groupes de cavités hémisphériques, les *corbeilles vibratiles* (fig. 175, *v*) ; les nombreux cils qui les tapissent entretiennent un courant continu à travers le canal.

Enfin, les tubes hydrophores nés de l'anneau ambulacraire, se dirigent à leur tour vers le plexus labial, et viennent s'ouvrir dans les mailles que forment ses canaux, entrant ainsi en communication indirecte avec les entonnoirs vibratiles (Pl. I, *h*).

En résumé, il existe trois systèmes de canaux ou de cavités :

1° Le *système ambulacraire*, comprenant l'anneau péribuccal, les tubes hydrophores, les canaux ambulacraires, les tentacules;

2° Le *système des canaux absorbants*, comprenant les vaisseaux intestinaux et ceux du plexus génito-labial;

3° Le *système d'irrigation* qui comprend la presque totalité des entonnoirs vibratiles et les tubes qui leur font suite, la cavité axiale, l'anneau basilaire, les cavités génitales, dorsales, sous-

tentaculaires des bras, et d'une manière indirecte toute la cavité générale.

Tandis que le système absorbant reste indépendant, les deux autres communiquent au niveau du plexus labial. Leur ensemble constitue ainsi un vaste système d'irrigation, où coule incessamment de l'eau de mer, plus ou moins rapidement renouvelée par les entonnoirs et les corbeilles vibratiles. C'est le véhicule de l'oxygène et des matières assimilables. Elle remplace donc le sang.

4° *Appareil plastidogène.* — La partie la plus importante est la *glande ovoïde*, qui a été aussi décrite sous le nom de *stolon génital*, et qui occupe l'axe du corps (Pl. I, *g*). A la partie supérieure, son sommet se divise, pour pénétrer dans les bras, et donner les dix rachis génitaux (*rg*). Ces rachis sont exactement disposés comme dans les Étoiles de mer : ils occupent l'intérieur d'un septum, divisant en deux parties juxtaposées les cavités sous-ambulacraires des bras (fig. 175, *cg*).

En résumé, on voit que, typiquement, l'appareil circulatoire n'est pas aussi éloigné qu'il le paraît d'abord de celui des autres Echinodermes. A la fin de la phase fixée, il y a une ressemblance parfaite ; plus tard cette ressemblance est masquée par les formations complexes qui se produisent, mais toutefois les traits principaux persistent. Nous retrouvons les mêmes systèmes d'appareils, et chacun d'eux a gardé en somme son plan de structure primitif.

§ 8. — *Respiration.*

Il n'existe généralement pas d'organe spécial pour la respiration. Celle-ci peut s'effectuer de trois façons principales :

1° La plus typique est celle que présentent les Crinoïdes, dont la cavité générale est pénétrée tout entière par l'eau de mer que lui apportent les entonnoirs vibratiles.

Il n'existe plus ici de milieu intérieur; le milieu extérieur est en contact direct avec presque tous les éléments anatomiques. Les Crinoïdes présentent à cet égard une disposition qui, au point de vue physiologique, n'est pas sans analogie avec celle des Arthropodes trachéens. Les tubes aquifères sont autant de trachées incomplètes, amenant l'eau chargée d'oxygène au milieu des éléments anatomiques, comme les trachées amènent l'air en présence du sang.

Dans les autres classes, ce mode de respiration est bien réduit; il n'existe plus qu'un seul tube hydrophore, et même n'est-il pas bien sûr qu'il serve à l'introduction de l'eau.

2° L'intestin joue dans bien des cas un rôle respiratoire, prin-

cipalement dans sa partie postérieure. Chez les Crinoïdes, l'anus s'ouvre et se ferme alternativement, et on a voulu voir là des mouvements respiratoires; mais rien n'est bien certain à cet égard, et la partie terminale de l'intestin ne diffère en rien des autres régions. Mais chez les Echinides, nous avons déjà montré que le tube digestif se divisait nettement en deux régions, dont la seconde semble être purement respiratoire; elle est presque toujours vide de substances alimentaires, et ne possède pas d'appareil absorbant. De plus, l'eau pure peut toujours y arriver par le siphon intestinal, alors même que la première partie de l'intestin est obstruée par les aliments.

Enfin, les Holothurides, tout en conservant ce caractère physiologique, montrent une division du travail plus avancée. Ce n'est plus l'intestin lui-même, mais le curieux organe connu sous le nom de *poumon*, lequel n'est qu'un diverticule de l'intestin, qui semble le siège exclusif de la respiration intestinale.

3° La plus grande partie du travail respiratoire, dans toutes les classes d'Échinodermes, s'effectue à travers les téguments, et notamment à travers ceux qui confinent aux diverses parties de l'appareil ambulacraire.

Immédiatement interposés entre le milieu extérieur et le liquide interne, ils doivent être, sans nul doute, le siège d'une osmose très active, surtout dans les tubes ambulacraires, dont la paroi est si mince.

Quelquefois même, ces tubes perdent la faculté locomotrice; ils deviennent purement respiratoires. C'est ce qui a lieu constamment lorsque l'animal se meut toujours sur la même partie du corps. Les ambulacres dorsaux des Holothuries rampantes sont transformés de la sorte. Il en est de même des tubes ambulacraires de la région dorsale des Oursins irréguliers, qui sont déchiquetés et aplatis en lame foliacée.

Chez les Holothurides et les Crinoïdes, les tentacules péribuccaux, qui sont parfois abondamment ramifiés, et qui reçoivent un vaisseau spécial issu de l'anneau ambulacraire, doivent aussi être considérés, au moins partiellement, comme respiratoires.

Enfin, il existe parfois des émergences creuses, à téguments extrêmement minces, et dont la cavité n'est qu'un diverticule de la cavité générale. Ce sont de véritables *branchies*. Chez les *Oursins*, sauf les *Cidaridiens*, il en existe cinq paires très ramifiées, disposées sur le péristome autour de la bouche. Chez les *Étoiles de mer*, ces branchies se trouvent sur la face dorsale qui est tellement couverte de petites houppes de ces cœcums simples et transparents, que tous les autres appendices sont cachés.

Ces derniers organes constituent donc le degré le plus haut de différenciation des organes respiratoires des Échinodermes. Il faut reconnaître que c'est encore fort peu de chose.

§ 9. — *Système nerveux.*

Le système nerveux des Échinodermes donne lieu, surtout dans certaines classes, à de vives discussions relatives, non seulement à sa constitution, mais à sa position même.

Système nerveux des Étoiles de mer. — Chez les Stellérides, notamment, on a successivement considéré comme système nerveux : les septa des cavités sous-ambulacraires (Tiedemann), les parois supérieures de ces cavités (Johannes Müller), ou même toute leur paroi (Greef, Hoffmann), etc.

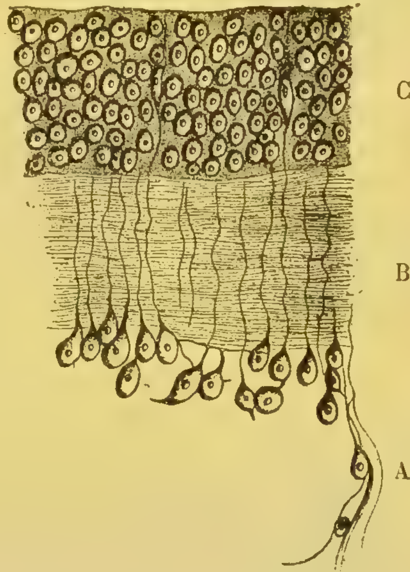


Fig. 176. — Éléments du système nerveux d'une Étoile de mer. — A, couche de cellules nerveuses, revêtant la cavité sous-ambulacraire; B, couche conjonctive du tégument; C, couche épithéliale montrant les noyaux de nombreuses cellules; certaines de ces cellules sont nettement en relation avec les filets émanés des cellules de la couche A (Edm. Perrier).

On s'accorde aujourd'hui à considérer le système nerveux comme inclus dans la paroi du corps qui forme le milieu du sillon ambulacraire (fig. 158, *m*, et 170, *n*). Mais le désaccord commence au sujet de la détermination des éléments nerveux. Suivant Cuénot, on trouve successivement dans ce tégument, en allant de dehors en dedans (fig. 176) :

1° Une couche de cellules épithéliales se prolongeant par un long filament normal à la surface (C);

2° Une assise de fibres longitudinales, extrêmement ténues, comprenant çà et là de rares cellules bipolaires;

3° Une couche de fibres conjonctives, où viennent s'insérer les filaments des cellules épithéliales qui traversent la couche fibrillaire dans toute son épaisseur (B);

Enfin 4° une assise épithéliale pavimenteuse (?), revêtant la cavité sous-ambulacraire (A).

Pour Ludwig et Cuénot, la partie nerveuse se réduit unique-

ment à la couche fibrillaire. Cette couche s'étend tout le long du sillon ambulacraire; arrivée au disque, elle se rattache à un *anneau nerveux*, de structure semblable, recouvrant l'anneau labial.

Ce sont là les éléments principaux, les centres du système nerveux. Mais il s'y rattache un plexus nerveux continu, s'étendant sans exception sur toute la surface du corps.

Enfin, la couche nerveuse se prolonge, en conservant toujours la même constitution sur toute l'étendue du tube digestif; mais elle va en s'amincissant, à mesure qu'on s'éloigne de la bouche.

En résumé, si l'on en croit les auteurs précédents, on serait en présence d'un système nerveux s'étendant sans discontinuité sur toute la surface du corps et du tube digestif.

Mais on ne sera pas peu étonné d'apprendre que cet appareil n'envoie aucun prolongement dans les couches épithéliales superficielles. Il n'existe pas de terminaisons nerveuses, et les cellules nerveuses elles-mêmes sont assez rares. C'est là, en vérité, un singulier système nerveux, bien peu en rapport avec nos connaissances générales sur les appareils de cette nature. Car les parties essentielles dans un pareil système, celles qui établissent les rapports avec le monde extérieur, sont justement celles qui manquent ou sont rares dans l'appareil précédemment décrit. Elles sont pourtant très développées, chez les Cœlentérés déjà, auxquels Cuénot compare sous ce rapport les Échinodermes; elles sont aussi évidentes chez les Crinoïdes, dont le système nerveux peut être entièrement homologué au point de vue histologique à celui des autres Invertébrés. Ces objections importantes donnent peu de probabilité aux conclusions qui précèdent. La théorie de Lange, reprise par Edmond Perrier, satisfait mieux l'esprit.

D'après ce dernier auteur, il est possible que la couche fibrillaire soit nerveuse; mais ce n'est pas la plus importante. Il existe dans l'épithélium de la cavité sous-ambulacraire des plaques de cellules cubiques, décrites par Lange. Ces cellules (fig. 176, A) s'insèrent par un bec conique sur la couche conjonctive sous-jacente. Ce sont les cellules nerveuses Du bec partent des filaments, dont les uns, allant s'attacher au bec des cellules voisines, mettent ces cellules en relation les unes avec les autres; les autres s'élèvent verticalement, traversent la couche fibrillaire et vont se rattacher à certains éléments épithéliaux, constituant les cellules *neuro-épithéliales*. Ces cellules se retrouvent également le long de l'anneau nerveux labial. Elles nous offrent toutes les connexions des cellules nerveuses, et leur disposition est d'accord non seulement avec les faits généraux de l'histologie du système nerveux,

mais encore avec les connexions que l'on rencontre chez les Oursins.

La position de ces éléments nerveux dans l'épihélium ne doit pas nous étonner: nous en avons trouvé ailleurs de nombreux exemples.

Système nerveux des Ophiurides. — Chez les Ophiurides, étudiés par Kœhler, le système nerveux central se distingue nettement des parois du corps. C'est un cercle périoral placé à l'intérieur de l'anneau labial, et formé par une bandelette plate verticale. Il est constitué par des fibrilles en connexion, sur la face interne, avec une couche très nette de cellules nerveuses. Cet anneau donne naissance à cinq nerfs radiaires, ayant la même constitution que l'anneau nerveux. Ils sont logés dans la cavité sous-ambulacraire et envoient à chaque tube ambulacraire un rameau nerveux.

Système nerveux des Oursins. — Le système nerveux des Echinides, récemment étudié par Prouho, est, lui aussi, hors de toute contestation. Comme chez les Ophiures, il est formé par un anneau péribuccal (fig. 166, *at*) logé, dans l'anneau labial quand il existe, et par cinq troncs nerveux radiaux (*av*). Ces diverses parties ont la forme de tubes aplatis, dont la cavité est tapissée de cellules tout à fait semblables aux cellules de Lange des Étoiles de mer. Leur nature, incontestablement nerveuse chez les Oursins, est un argument de plus en faveur de la théorie de Lange et de Perrier, relative à ces dernières. Les tubes nerveux s'étendent avec les canaux ambulacraires jusqu'aux plaques neurales. Là, ils sortent par les pores que présentent ces plaques et qui avaient jusqu'ici été pris pour des yeux; puis se ramifient à la surface du test en un réseau superficiel très compliqué.

Prouho croit pouvoir attribuer à la constitution tubulaire du système nerveux des Oursins une importance phylogénétique remarquable. Si on suit la lumière du tube nerveux, on constate que vers la bouche elle devient virtuelle, par accolement des deux parois. Elle se retrouve à cet état dans toute l'étendue du pentagone nerveux. Mais elle présente dans ce voisinage une remarquable connexion. La portion interne de la paroi est en continuité avec le réseau nerveux intra-épithélial du pharynx; la portion externe avec le réseau périphérique du tégument, de sorte que la cavité, si elle n'était pas oblitérée, viendrait en ce point s'ouvrir à l'extérieur. En l'absence d'observations précises, Prouho explique la formation de l'anneau nerveux comme due à une invagination annulaire, produite au point où l'endoderme se relie à l'exoderme. Les nerfs ambulacraires seraient eux-mêmes produits par des diverticules de cet anneau.

Les Holothurides se rattachent au type général et ne demandent pas une description spéciale. L'anneau nerveux donne naissance non seulement aux troncs radiaires, formés ici de deux rubans

imperforés (fig. 173, *ne*, *ni*), mais à des nerfs tentaculaires qui semblent en rapport avec des cellules épithéliales sensorielles.

Les nerfs ne sont pas tubulaires, toutefois, au-dessus d'eux, se trouve un espace (*ee*), qu'Hérouard croit pouvoir assimiler à l'espace intranervien des Échinides.

Il admet l'hypothèse de Prouho, et considère les nerfs comme formés par une invagination ectodermique, mais la paroi interne seule est devenue nerveuse.

Système nerveux des crinoïdes. — Enfin les *Crinoïdes* s'écartent un peu ici encore du type général, autant que permettent de le voir des résultats encore bien discutés. La partie centrale du système nerveux est placée dans la partie dorsale du disque, près du point où s'insère le pédoncule. C'est un organe décomposé par des cloisons épaisses et radiales en cinq chambres qui ne se prolongent pas jusqu'au centre. La partie centrale en effet est occupée par une sixième chambre circulaire, indépendante, où se loge la partie terminale de la glande plastidogène (fig. 177).

Ces diverses cloisons, qui ont valu à l'organe le nom d'*organe cloisonné*, ne sont pas de nature nerveuse. Les cavités ne sont que des dépendances de la cavité générale. Seule la zone externe de la paroi est nerveuse. En face de chaque cloison, l'anneau nerveux donne naissance à des prolongements, qui se bifurquent bientôt pour donner dix nerfs se rendant chacun à un des bras. Ces nerfs sont d'abord logés dans un sillon creusé dans les plaques calcaires dorsales des bras, et c'est l'état définitif qu'on rencontre chez quelques Paléocrinoïdes. Mais, dans tous les Crinoïdes actuels, ce sillon se recouvre en dessus, et le nerf passe en réalité dans un canal creusé dans les plaques brachiales (Pl. I, N). A chaque articulation, se détachent trois paires de nerfs, l'une destinée au tégument dorsal, les deux autres aux téguments de la face supérieure.

Ce système nerveux, auquel on peut donner le nom de *système nerveux dorsal*, n'est pas du tout comparable au système nerveux que nous avons décrit chez les autres Échinodermes. C'est une partie nouvelle qui n'a pas d'homologue ailleurs. Toutefois le système nerveux typique est ici encore représenté.

A l'anneau nerveux des Oursins correspond une bandelette annulaire placée autour de la bouche, dans le plancher qui sépare l'anneau ambulacraire de la cavité générale (Pl. I, AN).

Cet anneau donne : 1° des branches qui vont se répandre dans le voisinage de la bouche et s'y terminent par des cellules neuro-épithéliales ; 2° d'autres branches (Pl. I, *n*) se rendant vers la ré-

gion dorsale et mettant le système nerveux préoral en relation avec le système dorsal; 3° enfin dix troncs radiaux, une paire pour chaque canal ambulacraire, accompagnant celui-ci. Peu après leur naissance, les deux nerfs de la même paire sont unis par une commissure transversale, qui donne elle-même, en son milieu,

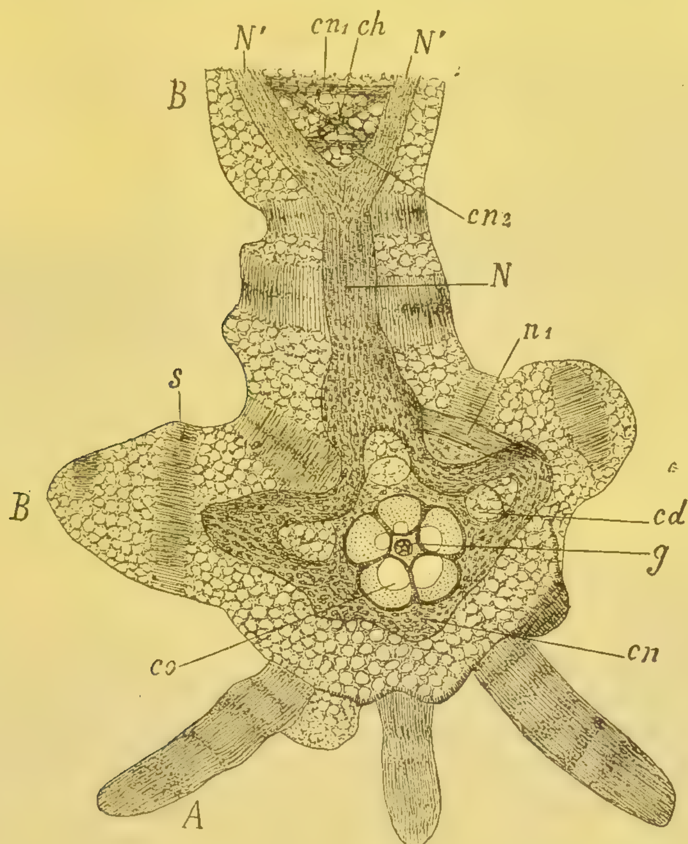


Fig. 177. — Coupe transversale un peu oblique de la base du calice d'une Comatule, dans la région de l'organe cloisonné. L'interradius anal est vers la gauche de la figure. — B, bras ; A, cirres ; *s*, sutures des premières radiales; *co*, chambres de l'organe cloisonné ; *g*, base du stolon génital, occupant le centre de l'organe cloisonné ; *cn*, enveloppe nerveuse de l'organe cloisonné; N, tronc nerveux dorsal; N', sa bifurcation ; n_1, commissure circulaire externe unissant les troncs nerveux dorsaux ; *cd*, diverticules radiaux de l'anneau basilaire traversant les cordons dorsaux; cn_1, cn_2, commissure unissant les deux nerfs brachiaux d'une même paire; *ch*, commissures croisées (Edm. Perrier).

naissance à un troisième nerf radial. Chaque vaisseau radial est donc accompagné de trois nerfs. Lorsqu'il se bifurque pour former les vaisseaux brachiaux, le nerf médian se bifurque également, et chaque vaisseau brachial est suivi par deux nerfs jusqu'à son extrémité. Des anastomoses nombreuses les unissent au nerf dorsal. Comme le nerf dorsal, les nerfs latéraux envoient des ramifications dans chaque pinnule.

§ 10. — *Organes des Sens.*

Nous avons bien peu de renseignements sur les organes sensoriels des Échinodermes. Ce sont les animaux qui semblent avoir le moins de rapports avec le monde extérieur.

On a décrit plusieurs fois des cellules neuro-épithéliales; et, bien que l'existence de ces éléments ait été révoquée en doute (Cuénot), elles ont été nettement décrites dans plusieurs groupes, notamment chez les Crinoïdes.

Il semble que les tubes ambulacraires des divers groupes, les papilles des tentacules des Crinoïdes, et les tentacules buccaux de ces derniers et des Holothuries, doivent être considérés comme des organes tactiles, en raison des nerfs qui s'y rendent, et des phénomènes de réaction qu'ils présentent.

Les organes des sens les plus importants qu'on ait signalés sont les yeux des *Stellérides* et les otocystes de quelques Holothuries.

Les yeux des *Étoiles de mer* ont été découverts par Ehrenberg. Ils sont portés à l'extrémité des bras, tout près du tentacule impair, et reposent sur l'extrémité du nerf radial. Ce sont des organes très rudimentaires, formés par la réunion de petites taches d'un rouge vif. Chacune d'elles a la forme d'un godet, tapissé de cellules en forme de cônes, dont le sommet se prolonge par un filament rattaché au nerf. La partie interne de la cellule est entourée par un calice pigmenté de rouge ; la partie externe seule est dépourvue de pigment. Il n'existe aucune lentille comparable à un cristallin.

Quoique sensibles à l'action de la lumière, les Oursins ne semblent posséder aucune espèce d'organe visuel. On avait cru voir un œil dans le pore des plaques intergénitales des Oursins, mais il est bien démontré aujourd'hui qu'il n'existe rien de semblable. Cependant, les frères Sarrazin ont décrit récemment des yeux composés, distribués sur les plaques génitales, ambulacraires, anambulacraires, et autour des piquants d'un *Diadema*.

Des vésicules auditives ont été également décrites chez les Synaptes. Il en existe cinq paires placées à l'origine des nerfs radiaires. Elles sont entourées par une membrane homogène, revêtue intérieurement d'épithélium, et en connexion par une tige avec le tronc nerveux. Elles renferment chez les jeunes de nombreuses otolithes, qui disparaissent chez les individus plus âgés. En réalité leur nature et leur fonction sont encore fort incertaines.

§ 11. — *Organes génitaux.*

Nous avons déjà vu en partie l'origine des organes génitaux des Échinodermes. Cet embranchement nous montre, sous ce rapport, un progrès notable dans la différenciation et la division du travail physiologique. Tandis que, chez les Cœlentérés, les éléments génitaux étaient produits sur place par une différenciation de cellules mésodermiques quelconques, ils se forment ici sur des organes spéciaux. Ils montrent encore cependant avec une grande netteté leur origine. Dans tous les groupes, ces organes sont en effet en connexion plus ou moins intime avec le *corps plastidogène*. Or on peut considérer ce dernier comme une colonie mésodermique donnant naissance aux cellules du feuillet moyen. Ces cellules, indifférentes pour la plus grande partie, deviennent sur certains points des éléments sexuels. Ce n'est donc plus dans la totalité du mésoderme que ceux-ci peuvent se produire, mais dans une partie seulement, qui est d'ailleurs en continuité parfaite avec les cellules mésodermiques indifférentes.

Les sexes sont généralement séparés chez les Échinodermes; mais rien ne permet à l'intérieur de distinguer un mâle d'une femelle. Ce n'est qu'à la maturité sexuelle, que la couleur des glandes permet de reconnaître les uns et les autres. Presque toujours l'appareil génital affecte la symétrie rayonnée.

Chez les Étoiles de mer, il existe dix glandes génitales (fig. 178, *z*) en forme de cœcums, ramifiés ou mamelonnés, qui s'étendent plus ou moins loin dans la cavité dorsale des bras. Ces glandes communiquent avec l'extérieur par des canaux qui viennent s'ouvrir sur la face dorsale, non pas sur des plaques déterminées, comme nous le verrons dans d'autres classes, mais sur les espaces membraneux compris entre les plaques tégumentaires. Ces orifices, toujours interradiaux, ont une place très variable. Généralement sur le dos, ils peuvent aussi s'ouvrir sur les côtés des bras, et, dans la seule famille des *Astérinidés*, à la face ventrale. Généralement il en existe un seul par paires de glandes; parfois au contraire (*Astériadés*) chaque glande débouche au dehors par plusieurs orifices.

D'ailleurs ces orifices génitaux affectent la même disposition que les branchies dorsales, qui, nous l'avons vu, sortent aussi dans les espaces membraneux du dos. Dans les types où chaque espace membraneux ne contient qu'une branchie, il n'existe qu'un pore; il en existe plusieurs au contraire dans ceux où plusieurs branchies sortent d'un même espace membraneux.

Dans quelques types, appartenant presque tous aux Astéries dépourvues d'anus, cette disposition est très modifiée. Chaque glande se divise en plusieurs groupes de cœcums, disposés dans les interradius ou en séries le long des bras, chacun des groupes débouchant au dehors par un orifice séparé. Toutes les gradations se montrent dans cette diffusion des glandes génitales. En réalité, ce ne sont là que des modifications secondaires, résultant

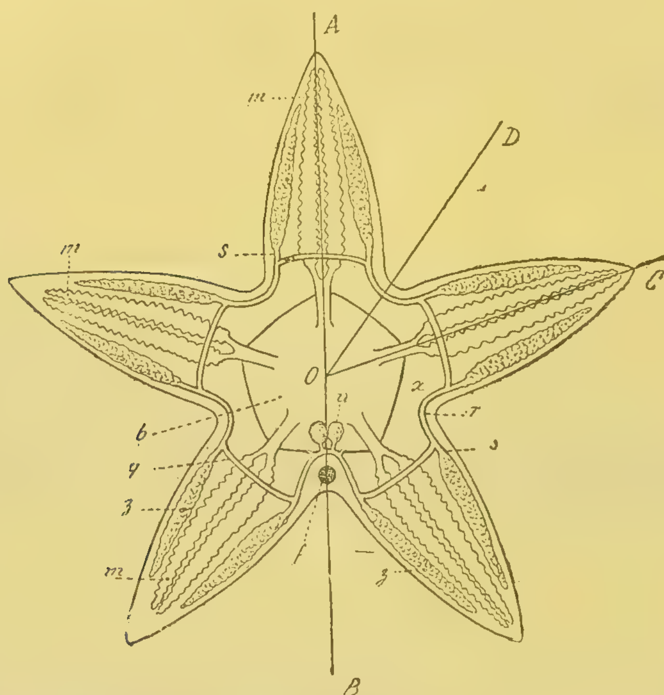


Fig. 178. — Schéma de l'organisation d'un Stelléride, vu par la face dorsale. — AB, plan de symétrie; OC, radius; OD, interradius ; *f*, plaque madréporique ; *b*, estomac ; *m*, cœcums gastriques : *q*, anneau dorsal ; *r*, ses anses; *s*, branches allant aux glandes génitales; *u*, corps plastidogène de la cavité générale ; *x*, cavité générale ; *z*, glandes génitales (R. Blanchard, mais modifié).

de l'individualisation des diverses branches de l'organe primitif, mais sans aucune importance morphologique.

Chez le *Ophiures*, il existe dans chaque interradius deux longues bourses saillantes dans la cavité générale, et débouchant au dehors par une grande fente placée sur la face ventrale. Ces bourses servent de réservoir commun à un assez grand nombre de cœcums génitaux (50 environ) qui débouchent par un pore distinct dans la bourse génitale. Ces bourses traversées par un courant d'eau fréquemment renouvelée servent aussi probablement à la respiration.

Les organes génitaux des *Crinoïdes*, à l'inverse de ceux des

Ophiures, ont abandonné le disque et se sont réfugiés dans les cavités des bras. Ce sont, comme on l'a vu, des dépendances de l'organe ovoïde, logées à l'intérieur du septum qui divise en deux la cavité sous-ambulacraire. Ce sont des cordons qui courent dans toute la longueur des bras, et envoient des rameaux dans chacune des pinnules. Ces cordons sont creux et tapissés intérieurement d'épithélium. Dans la règle, cet épithélium n'est pas différencié dans le cordon brachial qui constitue le *rachis*. Mais dans les pinnules, il se développe en produisant des œufs ou des spermatozoïdes. Le canal génital s'y développe énormément; il occupe presque toute la cavité de la pinnule, et réduit à peu de chose les autres cavités dépendant de la cavité générale.

Seule, la première pinnule externe de chaque bras reste toujours stérile. Elle ne présente ni produits génitaux, ni tentacules, ni même de gouttière ambulacraire. Ces pinnules se redressent vers la face orale du disque, et forment une couronne protectrice, qui possède peut-être en même temps une faculté sécrétoire spéciale.

Dans le seul genre *Holopus*, le rachis brachial tout entier est fertile.

Il n'existe pas de pore génital défini. L'évacuation des produits génitaux se fait par un orifice adventif qui se produit sur la pinnule, et se ferme après la ponte.

Chez les *Oursins*, il n'existe plus que cinq glandes génitales, (fig. 166, *r*) dont chacune est placée dans un interradius, et débouche à l'extérieur par un orifice distinct, placé sur les plaques internes de l'appareil apical. Ces glandes sont des cæcums arborescents, fixés au sommet supérieur du test et appliqués contre la face interne.

Dans quelques cas assez rares, la position des orifices se modifie. Ils se trouvent sur les plaques interambulacraires supérieures. C'est le cas des *Cidaridiens* vivipares, et de quelques *Clypeasters*. Chez les *Spatangues*, l'organe postérieur manque toujours, et le nombre des organes génitaux comme celui des pores se réduit à 4, quelquefois même à 3 ou à 2.

Enfin chez les *Holothuries*, le plan primitif se modifie complètement. Il n'existe plus qu'un seul organe génital débouchant au dehors sur la ligne médiane dorsale par un long canal (fig. 171, *g*) qui s'ouvre en dehors ou en dedans (Dendrochirotes) du cercle des tentacules. La glande a la forme d'un bouquet de cæcums longs et grêles, attachés sur le côté gauche de la partie antérieure du mésentère. Dans des cas assez fréquents, ce bouquet se divise en deux paquets secondaires placés l'un à droite, l'autre à gauche.

Quelques Holothuries des grands fonds (Elasipodes) constituent une exception; chez elles la glande se divise en portions secondaires dont chacune débouche au dehors par un pore spécial.

Les *Synaptes*, tout en conservant la même forme d'appareil génital, sont hermaphrodites. Mais les produits génitaux mâle et femelle débouchent par le même orifice, et sont fournis par la même glande, qui donne des spermatozoïdes à la surface, des œufs dans les parties profondes des parois.

CHAPITRE VII

ARTHROPODES

CLASSIFICATION

CLASSE I. — CRUSTACÉS (1).

Sous-classe I. — Entomostracés.

I. O. Branchiopodes.

1. S.-O. Phyllopodes (2). — Ex. : *Branchipus*, *Apus*.

2. S.-O. Cladocères (3). — Ex. : *Daphnia*.

II. O. Ostracodes (4). — Ex. : *Cypris*.

III. O. Copépodes.

1. S.-O. Eucopépodes. — Ex. : *Cyclops*.

2. S.-O. Copépopes Parasites. — Ex. : *Corycæus*.

3. S.-O. Branchiures. — Ex. : *Argulus*.

IV. O. Cirripèdes (5).

1. S.-O. Thoraciques. — Ex. : *Lepas*, *Conchoderma*, *Scalpellum*, *Balanus*.

2. S.-O. Abdominaux. — Ex. : *Alcippe*, *Proteolepas*.

3. S.-O. Rhizocéphales. — Ex. : *Sacculina* (6), *Peltogaster*.

Sous-classe II. — Malacostracés.

1. Leptostracés. — *Nebalia*.

2. Edriophthalmes.

I. O. Isopodes. — Ex. : *Asellus*, *Oniscus*, *Porcellio*, *Tanaïs*. — Parasites : *Bopyrus* (7), *Entoniscus*, *Portunion*.

II. O. Amphipodes. — Ex. : *Talitrus*, *Gammarus*, *Phronima*.

3. Podophthalmes.

I. O. Cumacés. — Ex. : *Diastylis*.

II. O. Schizopodes. — Ex. : *Mysis*, *Euphausia*, *Gnathophausia*.

(1) Milne Edwards. *Histoire naturelle des Crustacés*. Paris, 1834-1840. — Fritz Muller. *Für Darvin*. Leipzig, 1864. Traduit dans Bull. Sc. Nord, t. XVIII. — Gerstaecker. *Arthropoda* dans Bronn's Thierreich. Non achevé. — Claus. *Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen*. Arb. Wien., t. VI, 1886, et nombreux mémoires dans ce journal, et aussi dans Z. W. Z. et A. M. A.

(2) Packard. *A monograph of north american Phyllopod Crustacea*. Washington, 1883.

(3) Leydig. *Naturgeschichte der Daphniden*. Tübingen, 1860. — Weissman. *Die Daphnoïda*, Z. W. Z., t. XXVIII-XXXIII, 1876-1879.

(4) Zenker. *Monographie des Ostracodes*. A. N., t. XX, 1854.

(5) Darwin. *A Monograph. of the Cirrepedia*. London, 1851. — Hoeck, *Challenger Reports*, 1884.

(6) Delage. A. Z. E. 2e série, t. II, 1884.

(7) Giard et Bonnier. Trav. Lille, t. V, 1887. — Walz. *Arb. Wien*, t. IV, 1882.

III. O. Stomatopodes. — Ex. : *Squilla.*

IV. O. Décapodes.

1. ***S.-O. Macrures.*** — Ex. : *Penæus, Palæmon, Astacus* (1), *Crangon, Galatea, Pagurus.*

2. ***S.-O. Brachyures.*** — Ex. : *Maja, Cancer, Portunus, Cacinus, Gonoplax.*

GROUPE SATELLITE DES CRUSTACÉS : GIGANTOSTRACÉS. — Ex. : *Limulus.*

CLASSE II. — ARACHNIDES (2).

SOUS-CLASSE I. — ARTHROGASTRES.

I. O. Scorpionides. — Ex. : *Scorpio* (3).

II. O. Solifuges. — Ex. : *Galeodes* (4).

III. O. Pédipalpes. — *Phrynus, Thelyphonus.*

IV. O. Pseudoscorpionides. — *Chelifer.*

V. O. Phalangides (5). — Ex. : *Phalangium.*

SOUS-CLASSE II. — HOLOGASTRES.

I. O. Aranéides. — Ex. : *Mygale.* — *Salticus, Lycosa, Tegeneria, Epeira* (6).

II. O. Acariens. — Ex. : *Trombidium, Ixodes, Tyroglyphus, Sarcoptes, Demodex.*

III. O. Linguatules. — Ex. : *Pentastomum.*

IV. O. Tardigrades. — Ex. : *Macrobiotus.*

GROUPE SATELLITE DES ARACHNIDES. — PYCNOGONIDES (7). — Ex. : *Nymphon, Pycnogonum.*

CLASSE III. — PROTRACHÉATES.

ORDRE UNIQUE. — **Onychophores.** — *Peripatus* (8).

CLASSE IV. — MYRIAPODES (9).

I. O. Symphyla. — *Scolopendrella.*

II. O. Chilopodes. — Ex. : *Scutigera, Lithobius, Scolopendra, Geophilus.*

III. O. Chilognates. — Ex. : *Polyxenus, Glomeris, Polydesmus, Julius.*

CLASSE V. — INSECTES (10).

SOUS-CLASSE I. — APTÉRYGOGÈNES.

I. O. Thysanoures. — Ex. : *Lepisma, Campodea, Machilis.*

II. O. Collembola. — Ex. : *Podura.*

SOUS CLASSE II. — PTÉRYGOGÈNES.

(1) HUXLEY. *L'Écrevisse*, Paris.

(2) ALPH. MILNE-EDWARDS. A. S. N. 5e sér., t. XVII, 1873. — PACKARD. *Mém. Boston. Soc. Nat. Hist.* 1880.

(3) BLANCHARD. *Les Arachnides*, Paris.

(4) DUFOUR. *Mém. Sav. Et. Ac. Sc.*, t .XIV, 1856.

(5) DUFOUR. Id., t. XVII, 1858.

(6) RÖSSLER. Z. W. Z., XXXVI, 1882.

(7) SCHEMKEWITSCH, A. S. N. 6e sér., t. XVII, 1884.

(8) DOHRN. Faune und Fl. des Golfes von Neapel, 1881.

(9) Plusieurs mémoires dans Q. J.

(10) KÜNCKEL D'HERCULAIS. *Insectes, Arachnides, Crustacés et Myriapodes* dans Brehm, édition française. Paris. — Mémoires nombreux de DUFOUR dans Mém. Ac. Sc. (IV, VII, XI), et dans A. S. N.

I. O. **Orthoptères**. — Ex. : *Periplaneta, Blatta.* — *Forficula.* — *Mantis, Phyllium, Phasma, Acridium, Œdipoda, Locusta, Decticus, Gryllus, Gryllotalpa.*

II. O. **Pseudonévroptères**. — Ex. : *Libellula, Æschna, Calopteryx, Agrion.* — *Ephemera, Perla.* — *Termes, Psocus.*

III. O. **Thysanoptères**. — Ex. : *Thrips.*

IV. O. **Névroptères**. — Ex. : *Myrmeleon, Hemerobius, Panorpa.* — *Phryganea.*

V. O. **Aphaniptères**. — Ex. : *Pulex.*

VI. O. **Coléoptères**. — Ex. : *Cicindela, Carabus.* etc. (80,000 espèces).

VII. O. **Hyménoptères**. — Ex. : *Tenthredo, Cynips, Ichneumon, Formica, Apis, Vespa.*

VIII. O. **Rhynchotes**. — Ex. : *Aphis, Phylloxera, Coccus.* — *Pediculus.* — *Coreus, Pentatoma, Scutellera.* — *Nepa, Ranatra.* — *Cicada.*

IX. O. **Lépidoptères**. — Ex. : *Pterophorus, Tinea, Noctua*, etc.

X. O. **Diptères**. — Ex. : *Culex, Tipula, Musca, Œstrus, Tabanus* ; Pupipares : *Melophagus, Nycteribia.*

§ 1. — *Caractères généraux.*

Le type *Arthropode*, qui renferme un nombre si considérable d'animaux, constitue dans le règne animal un groupe absolument isolé. Il ne se rattache à aucune des formes inférieures que nous avons jusqu'ici étudiées. L'embranchement constitue donc un tout nettement limité. C'est ce que nous avons appelé une *série naturelle.*

Le premier caractère fondamental qu'on puisse lui assigner est que les animaux qui le composent sont *essentiellement libres.* Ils appartiennent donc au Sous-Règne des *Artiozoaires*, et présentent toute une série de faits d'organisation qui procèdent des caractères propres à ce type de structure. Ils affectent la symétrie bilatérale, et possèdent une face ventrale et une face dorsale. La partie antérieure, celle dans le sens de laquelle s'effectue le mouvement, est déterminée anatomiquement par la *bouche.*

Le corps est formé d'anneaux placés bout à bout, de zoonites, et la plupart des organes sont également soumis à la métamérisation. Les organes locomoteurs, les organes de la respiration, les parties constitutives du système nerveux, sont disposés par paires qui se reproduisent les unes derrière les autres, abstraction faite, bien entendu, des phénomènes de coalescence.

Mais outre ces caractères, qui ne dépendent que de la mobilité

des Arthropodes, et qui s'appliquent à tous les animaux libres, il en est un autre qui est plus spécial à l'embranchement qui nous occupe, et qui, par suite, doit en être pris pour caractère fondamental. C'est la propriété qu'ont les cellules épithéliales du tégument et de l'intestin, de produire à leur surface libre une matière rigide qu'on nomme la *chitine*.

Cette propriété n'est pas dévolue d'une manière absolument exclusive aux Arthropodes, mais d'une part, elle ne se retrouve pas ailleurs au même degré, et de l'autre, comme elle apparaît aux époques les plus reculées du développement, elle doit avoir sur la constitution de l'organisme une influence profonde.

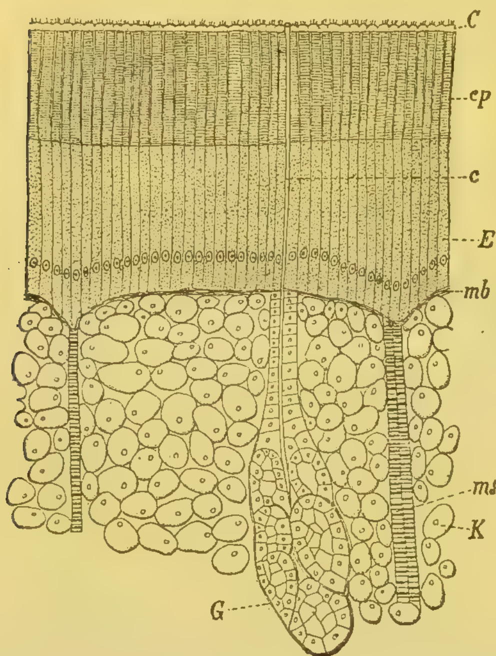


Fig. 179. — Coupe des téguments d'un *Maïa Squinado*. — E, cellules épidermiques; *mb*, membrane basilaire; *ep*, épaississement cuticulaire de la membrane des cellules; C, cuticule calcifiée; G, glande cutanée; *e*, son canal excréteur; K, tissu conjonctif; *ms*, muscle strié (Vitzou).

Chitine. — Cette substance forme sur tout le corps de l'animal un revêtement continu, comme une sorte de vernis, qui s'étend aussi tout le long du tube digestif. Son épaisseur varie suivant les points où on l'examine, et, en même temps qu'elle, varient la résistance et la perméabilité des téguments. Tandis que, dans certaines régions, la couche chitineuse atteint une très grande dureté, elle reste au contraire, dans d'autres, molle et mince. Au point de vue chimique, on peut considérer la chitine comme le résultat de la combinaison d'un hydrate de carbone, susceptible de se transformer en glucose et d'une substance albuminoïde (Berthelot). Chez beaucoup de Crustacés et chez quelques Myriapodes, elle s'incruste de calcaire, et, dans la carapace de l'Écrevisse, la proportion des sels de chaux atteint 53 p. 100.

La production de cette couche chitineuse a été étudiée par Schmidt en 1845. Il démontra qu'elle était purement et simplement due à l'épaississement énorme de la paroi externe des cellules qui constituent la couche tégumentaire superficielle des Arthropodes (fig. 179). Ces parois externes, juxtaposées, forment un revêtement continu, et en même temps se différencient, de façon à présenter un certain nombre de couches successives. C'est là un procédé de formation identique à celui de la cuticule sur les parties d'un végétal en contact avec l'extérieur.

La chitine des Arthropodes ne diffère fondamentalement, ni par sa nature chimique, ni par son mode de formation, de la cuticule qui protège un certain nombre d'autres animaux : ce qu'il y a de plus caractéristique c'est sa rigidité relative.

Conséquences de l'enveloppe chitineuse. — En recherchant avec un peu d'attention quelles conséquences résultent de la présence de cette enveloppe chitineuse, nous pourrons arriver à prévoir un certain nombre de particularités, qu'on trouve réalisées chez tous les Arthropodes, et qui constituent les caractères distinctifs de l'embranchement.

1° *Articulation des zoonites.* — Tout d'abord, pour remédier à la rigidité à laquelle serait soumis le corps de l'animal ainsi enfermé, suivant l'expression de Cl. Bernard, dans une enveloppe de bois, la chitine, au point de séparation des anneaux, devient plus molle et moins épaisse ; dès lors les zoonites successifs, ainsi articulés, peuvent devenir mobiles les uns par rapport aux autres.

2° *Apparition d'appendices locomoteurs ; leurs diverses adaptations.* — Un autre effet immédiat de la présence de l'enduit chitineux est l'absence complète de ces organes, à la fois préhenseurs et locomoteurs, les cils vibratiles, que nous avons trouvés chez tous les animaux inférieurs, et que nous rencontrerons encore plus tard. L'embranchement des Arthropodes est le seul où on ne retrouve pas ces cils (1). Pour y suppléer, vont apparaître des organes nouveaux destinés à assurer la locomotion de l'animal. Ces organes, qu'on désigne sous le nom d'*appendices*, sont eux-mêmes revêtus de chitine; aussi, la mobilité, qui est le rôle physiologique principal qu'ils auront à remplir, ne peut être assurée que si la rigidité de la chitine s'interrompt de distance en distance ; par suite, l'appendice est formé de pièces situées bout à bout et articulées les unes par rapport aux autres.

Typiquement, chacun des anneaux du corps porte, à sa partie ventrale, une paire de semblables appendices, et, quand on s'adresse aux Arthropodes les moins élevés en organisation ou aux premiers stades du développement, ces paires successives se répètent presque identiques d'une extrémité à l'autre du corps. Mais chez les formes plus élevées il se fait une division du travail, et, tandis que les appendices de la partie moyenne du corps restent seuls chargés de la locomotion, les appendices antérieurs, plus voisins de la bouche, s'adaptent de façon à servir à la préhension et à la mastication des aliments ; au contraire, les postérieurs se différencient de façon à remplir différentes fonctions accessoires, ou même, n'ayant plus de rôle à jouer, ils s'atrophient peu à peu, et finissent par disparaître complètement.

(1) Les Némathelminthes, également couverts de chitine, sont dépourvus de cils, et, pour cette raison, un certain nombre de zoologistes tendent à les rapprocher des Arthropodes.

L'homodynamie des appendices est manifeste dans tout le groupe des Crustacés, grâce aux modifications graduelles que l'on observe sur les appendices des segments successifs : même dans les types les plus élevés du groupe, l'Écrevisse par exemple, cette différenciation ne se fait pas brusquement, et on peut retrouver toutes les formes intermédiaires qui rattachent la patte ambulatoire à la mandibule d'une part, à la nageoire caudale de l'autre (fig. 199). Chez d'autres au contraire, comme les Insectes, la modification s'opère brusquement, et il est fort difficile d'homologuer les pattes thoraciques avec les pièces de la bouche, qui ne sont pourtant que des modifications d'un même type d'appendice.

Une autre cause amène, dans les membres des Arthropodes, des modifications plus ou moins profondes, au moins chez ceux de ces animaux qui vivent dans l'eau. Ce sont en effet les parties de l'animal les plus mobiles ; elles battent l'eau constamment soit pour mouvoir l'animal, soit pour amener à sa bouche les aliments qu'il convoite. Dans le voisinage des appendices, l'eau est donc sans cesse renouvelée, constamment chargée d'oxygène, et, par suite, éminemment propre à assurer les échanges gazeux nécessaires à la respiration. C'est donc dans la région des membres que va se centraliser de plus en plus la fonction de respiration ; c'est donc là que vont se développer des appareils spécialement adaptés à cette fonction. Quelquefois ce sont les pattes elles-mêmes qui augmentent d'étendue et se transforment en appendices foliacés, offrant une surface de contact considérable entre le sang qu'elles contiennent à leur intérieur et le milieu ambiant. Sur toute cette surface, la chitine est notablement amincie. D'autres fois aussi, ce sont des organes respiratoires spéciaux, des lames branchiales, ou des branchies en forme de houppes, qui se développent soit sur les appendices eux-mêmes, soit sur les parois du corps voisines de ceux-ci ; leur rôle est également d'augmenter la surface par laquelle doivent s'effectuer les échanges gazeux.

3° *Nécessité des mues et des métamorphoses.* — Enfin le développement lui-même subit l'influence de la présence de la chitine. Ce revêtement est en effet dépourvu d'élasticité et d'accroissement intercalaire. Aussi l'animal ne peut-il s'accroître qu'à condition de rejeter de temps en temps ce tégument rigide. C'est ce que l'on appelle une *mue*.

Vitzou (1) a étudié avec soin le mécanisme des mues. Il a constaté

(1) A. Z. E., t. X, 1882.

qu'elles étaient réellement le résultat de l'accroissement du corps. L'animal ne s'accroît pas en effet seulement après la mue, lorsque les téguments sont mous, comme on l'a cru longtemps. Le maximum de la croissance correspond au contraire à l'époque qui précède la mue, et c'est au gonflement du corps au-dessous de l'enveloppe chitineuse, qu'est due la rupture de cette dernière.

En un point du corps se produit une fente ; les couches superficielles dures de l'enveloppe chitineuse se séparent des assises encore molles sous-jacentes, et l'animal par des commotions violentes se dégage peu à peu de son enveloppe (1). A ce moment s'effectue dans les grosses cellules tégumentaires un travail considérable. Elles se chargent d'une substance analogue au glycogène, qui est normalement tenue en réserve dans le foie, la lymphe et les ovaires. Cette substance disparaît très rapidement et les téguments sont complètement reformés au bout de quelques jours. Mais ils sont encore quelque temps mous et élastiques, ce qui permet à l'animal de grandir pendant un certain temps.

Mais bientôt ils durcissent à leur tour, et s'incrustent de sels calcaires, dont nous verrons plus tard l'origine : l'animal cesse de s'accroître jusqu'à la mue suivante.

En même temps qu'elle empêche la croissance, la chitine rend également impossible tout changement dans la forme de l'individu. Aussi tandis que les autres animaux, dans le cours de leur développement, changent de forme d'une manière continue, mais insensible, les Arthropodes, ne pouvant subir de modifications qu'au moment de leur mue, sont au contraire soumis à des changements brusques et passent sans transition d'une forme à une autre. C'est le phénomène connu sous le nom de *métamorphoses*. Il est particulièrement net chez les Crustacés inférieurs ; les types plus élevés accomplissent tout leur développement dans l'œuf lui-même ; ils en sortent avec une forme peu différente de la forme définitive, et les mues n'apportent que des modifications peu importantes, quelquefois seulement dans la taille.

LES MÉTAMORPHOSES CHEZ LES INSECTES. — Il ne faut pas confondre ce que nous venons de désigner sous le nom général de *mé-*

(1) Pendant la mue, il arrive assez fréquemment que l'animal ne puisse dégager un des appendices ; celui-ci se brise alors, et reste dans l'ancienne carapace. Cette rupture se présente d'ailleurs dans d'autres cas, et lorsqu'on retient un crabe par une de ses pattes, il n'est pas rare qu'il casse cet appendice de lui-même, pour s'échapper [FRÉDÉRICQ, *Revue scient.* III, 12 ; 1886. — DE VARIGNY. *Id. Ibid.* — GIARD. *Id.*, III, 13, 1887]. Frédéricq a constaté que cette *autotomie* était l'action d'un réflexe, qui disparaît par anesthésie. La patte d'ailleurs se reforme assez rapidement. [L'autotomie a été également constatée chez certains ÉCHINODERMES (Comatule, Holothuries), les INSECTES (Sauterelle), les Arachnides et les VERTÉBRÉS (Lézard, Orvet)].

tamorphoses avec le phénomène connu sous le même nom dans divers groupes d'*Insectes*. Il existe entre les deux ordres de faits des différences essentielles.

Les métamorphoses des Crustacés inférieurs sont en effet de pures conséquences de l'accroissement de l'animal, et des modifications que le corps de tout être doit subir avant d'arriver à sa structure définitive. On peut dire qu'elles font partie de la période de développement embryonnaire. En effet, si ce développement se fait régulièrement et sans accélération, un animal n'acquiert que peu à peu les divers segments qui forment son corps. La cellule ovulaire donne un premier segment, dont tous les autres tirent leur origine par bourgeonnement.

Tant que l'animal n'a pas atteint le nombre définitif des segments, il doit être considéré certainement comme un embryon, et, par convention, on peut arrêter la période embryonnaire chez les Arthropodes au moment où ce nombre définitif est atteint.

Chez les Crustacés inférieurs, l'embryon s'échappe de l'enveloppe protectrice de l'œuf, avant d'avoir acquis tous ses segments. La période embryonnaire peut donc se terminer bien après que l'embryon est sorti de l'œuf et mène une vie indépendante.

Chez beaucoup de Crustacés supérieurs, au contraire, l'animal ne quitte l'abri qu'il trouve dans la coque de l'œuf que lorsqu'il est tout à fait formé, et en possession de tous ses segments. La période embryonnaire se passe donc tout entière dans l'œuf. A la vérité, l'individu au moment de son éclosion est parfois assez différent de ce qu'il sera plus tard. Mais les différences sont beaucoup moins essentielles; elles résident uniquement dans la forme des diverses parties du corps, ou dans l'absence de parties accessoires. Les mues qui suivent l'éclosion ne sont donc pas accompagnées de métamorphoses véritables, au sens où on entendait ce mot chez les Crustacés inférieurs. Elles amènent seulement de simples modifications dans la constitution des parties déjà existantes.

On peut dire de même que, chez les Insectes, la période embryonnaire tout entière se passe dans l'œuf. L'individu naît toujours avec tous ses segments.

Dans certains types et notamment dans ceux que l'on peut considérer comme les plus primitifs, il naît même à peu près sous sa forme définitive, se distinguant seulement par des antennes plus courtes, et surtout par l'absence des ailes. On dit dans ce cas que les métamorphoses sont *incomplètes* (*Orthoptères*, *Rhynchotes*).

Mais dans d'autres ordres (*Coléoptères*, *Hyménoptères*, *Lépidoptères*, *Diptères*) il n'en est pas ainsi (fig. 180). La forme de l'insecte à sa sortie de l'œuf est entièrement différente de la forme adulte. Il est à l'état de *larve* (chenille chez les Lépidoptères). C'est un être vermiforme, ayant tous les segments de l'individu adulte, mais n'ayant avec ce dernier aucun autre point de ressemblance. Il en a quelquefois les trois paires de pattes, mais d'autres fois aussi, la larve est complètement apode. Enfin dans d'autres cas, outre les six pattes normales, il se développe, sur les anneaux postérieurs, des *fausses pattes*, sans analogues chez l'adulte, et constituées par de simples prolongements de la peau, terminés par des griffes (fig. 223).

Pour passer à l'état adulte, la larve subit d'abord un certain

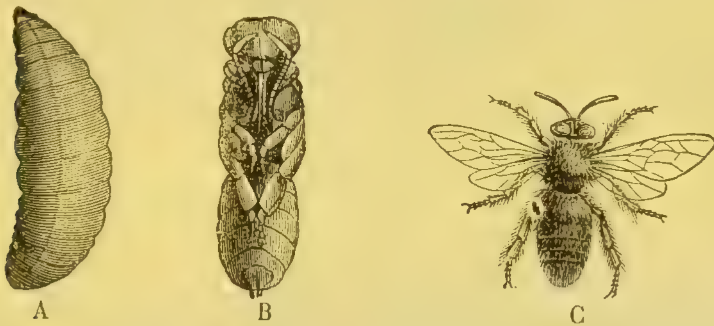


Fig. 180. — Métamorphoses complètes de l'Abeille. — A, larve apode ; — B, Nymphe ; — C, Abeille adulte.

nombre de mues, à la suite desquelles elle ne fait que grandir. Quand elle a atteint sa taille définitive, elle subit une avant-dernière mue. Mais à ce moment se produit une transformation complète ; l'animal passe à l'état de nymphe (*pupe*, *chrysalide*) et reste, pendant toute cette période, dans une immobilité plus ou moins complète. Une dernière mue survient enfin, et l'individu adulte (*imago*) s'échappe, tout formé, sans avoir à subir aucune modification ultérieure.

Cette transformation est accompagnée de phénomènes internes tout particuliers, qui la différencient d'une façon bien plus nette encore des métamorphoses proprement dites (1). Tous les tissus qui composent le corps de la larve se détruisent et se liquéfient en une bouillie, dont la présence à l'intérieur de la larve avait

(1) WEISMANN : *Über die Endstehung des vollendeten Insectes in Larve und Puppe* Frankfurt, 1861. — ID. — *Uber Corethra plumicornis*. Z. W. Z., t. XVI, 1866. KUNCKEL D'HERCULAIS : *Recherches sur le développement et l'organisation des Volucelles*. Paris, 1878-1883. — VIALLANES. A. S. N., 6e s., t. XIV, 1884.

depuis longtemps frappé les anatomistes. Cette destruction des tissus est connue sous le nom d'*histiolyse*.

Les tissus définitifs se forment pour ainsi dire de toutes pièces, aux dépens d'un blastoderme particulier, seul reste des tissus larvaires. Celui-ci forme de petits amas, placés en divers points du corps, immédiatement au-dessous de la chitine; ils constituent des *disques imaginaux*.

Les cellules de ces disques se nourrissent abondamment, aux dépens des tissus histiolysés et des réserves abondantes que contenait le corps de la larve. Ces réserves sont surtout emmagasinées dans un organe particulier, le *corps adipeux*, qui est spécial à la période larvaire. Ce n'est pas un organe à proprement parler, mais bien un tissu qui s'étend au-dessous de l'hypoderme et recouvre tous les organes internes. Au moment de l'histiolyse, ces réserves sont employées par les cellules des disques imaginaux, et c'est grâce à la prolifération abondante qui en résulte pour celles-ci, que se forment les nouveaux tissus. Cette régénération constitue l'*histiogénèse*.

Il semble, en résumé, que la période larvaire soit nécessitée par le besoin d'une nutrition abondante, indispensable pour achever le développement complet. La nourriture de l'œuf étant insuffisante pour arriver à ce résultat, la larve mange continuellement et emmagasine les substances nutritives. On a, en fait, réellement considéré la nymphe comme une sorte d'œuf complexe de seconde espèce, dont les disques imaginaux représenteraient la vésicule germinative.

Le cadre restreint de cet ouvrage nous interdit de nous appesantir longuement sur ces importants et intéressants phénomènes, pour lesquels il nous faut renvoyer le lecteur aux mémoires originaux.

En résumé, on peut donner des Arthropodes cette définition : *Animaux libres à tégument recouvert de chitine*. Ce que nous venons de voir montre qu'elle équivaut à l'énumération des caractères suivants :

Symétrie bilatérale; — corps annelé avec organes métamérisés; — zoonites articulés; — absence de cils vibratiles; — appendices locomoteurs articulés, pouvant se transformer en organes préhenseurs ou en organes respiratoires; — développement caractérisé par des mues et des métamorphoses.

§ 2. — *Morphologie extérieure des zoonites.*

La forme du corps, le nombre et la différenciation des zoo-

nites qui le composent, varient chez les Arthropodes d'une façon extraordinaire ; mais il est facile de formuler quelques remarques générales, et de constituer une chaîne qui relie les unes aux autres toutes ces formes au premier abord si dissemblables du type Articulé. Pour que la série fût complète, il nous faudrait montrer des formes primitives à un seul segment, et, passant de là à des organismes plus élevés, faire voir que chacun de ceux-ci est d'abord réduit à un segment unique, d'où dérivent successivement et par bourgeonnement tous ceux qui constitueront le corps de l'adulte.

Ces différentes phases morphologiques, nous les rencontrerons complètes, quand nous traiterons des Vers. Mais pour ce qui concerne les Arthropodes, nous ne pouvons trouver une série aussi ininterrompue.

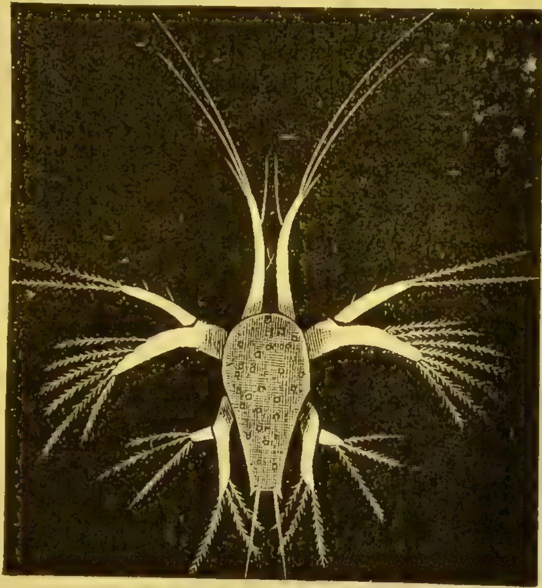


Fig. 181. — Larve *Nauplius* de *Penæus Caramote* (Fritz Muller).

Forme primordiale. — Le Nauplius. — On ne connaît pas d'Articulés à un seul segment. La forme la plus simple que l'on rencontre est la forme *Nauplius*, sous laquelle éclosent beaucoup de Crustacés (fig. 181). Elle ne présente aucune segmentation, ni aucune trace indiquant la présence de plusieurs zoonites. Mais les trois paires d'appendices dont elle est pourvue indiquent évidemment qu'il y a déjà dans cette forme larvaire si simple un certain degré de complication ; car typiquement un zoonite porte toujours une paire unique d'appendices. Partant de ce Nauplius, qu'on peut considérer comme la forme originelle des Arthropodes, la constitution progressive du corps de l'adulte suit les règles ordinaires. Les anneaux se forment successivement, et à chaque mue on en voit apparaître de nouveaux, jusqu'à ce que le corps, arrivé à l'état adulte, ait atteint le nombre de segments définitif.

Il est vrai, dans les représentants élevés du groupe, chez un grand nombre de Crustacés Malacostracés, chez la plupart des Arachnides, et chez tous les Insectes, le mode de développement que

nous venons d'indiquer semble ne pas se retrouver, l'animal sortant de l'œuf avec tous ses segments développés. Mais ce n'est là qu'une apparence. L'embryogénie d'un être ne commence pas à la sortie de l'œuf, mais bien au début de la segmentation de la vésicule germinative. L'animal peut briser l'enveloppe qui protège ses premiers débuts, à une période ou à une autre, à un stade quelconque de son développement. C'est là un point secondaire; l'éclosion tardive n'a d'autre résultat que de garder à l'embryon un abri pendant un temps plus long. Or, si l'on étudie les développements des types précités, à l'intérieur de l'œuf, on constate que le processus de formation est le même. Chez l'Écrevisse par exemple, qui sort de l'œuf avec tous ses segments, on voit apparaître tout d'abord dans l'œuf, aux premières phases de l'embryogénie, les trois appendices naupliens; les autres anneaux avec leurs appendices ne se montrent que postérieurement.

Nombre des zoonites. — Le nombre des anneaux du corps des Arthropodes est éminemment variable, surtout chez les Crustacés. Chez ces êtres, en effet, qui sont les représentants les moins élevés du groupe, le type n'est pas encore défini ; il n'est pas possible de constituer un Crustacé idéal, et il serait, par suite, vain de vouloir déterminer, comme on avait cherché à le faire anciennement, le nombre typique des zoonites qui constituent le corps de ces animaux; c'est une exagération fautive du principe de l'unité de plan de composition. Il est impossible, on le comprend, de ramener au même type les *Phyllopodes*, qui possèdent jusqu'à quarante-huit segments, et les *Ostracodes*, chez lesquels on n'en trouve que neuf. Mais à mesure qu'on s'élève dans la série, on voit peu à peu le type se fixer, et sans sortir de la classe des Crustacés, nous atteignons cette fixité avec le groupe des *Malacostracés*, où le nombre des segments est absolument constant, le corps de ces animaux se composant de vingt et un zoonites. De même encore, dans l'immense classe des Insectes, le type est définitivement constitué, et possède un nombre fixe de segments (1). Ce nombre n'est jamais dépassé, et s'il ne se retrouve pas, il est toujours facile d'expliquer la réduction opérée, et de faire rentrer cette exception dans le type général.

Attachons-nous maintenant d'une façon plus spéciale à la forme

(1) Outre la tête, il existe toujours trois anneaux thoraciques, et onze zoonites abdominaux. Quand il y a une réduction, celle-ci porte sur les zoonites post-génitaux. Comme l'orifice génital est sur le huitième anneau, il peut y avoir avortement de un, deux ou trois anneaux, ce qui réduit le nombre des zoonites abdominaux à 10 (*Cimex lectularius*), 9 (Coléoptères), ou 18 (Lépidoptères). Voir à ce sujet de Lacaze-Duthiers. (A. S. N., 3e s., t. XIX, 1853).

même des anneaux. D'une manière générale, on peut typiquement distinguer dans la tunique chitineuse de chaque zoonite six parties : une partie dorsale, le *tergum*, et une ventrale, le *sternum ;* quant aux parties latérales, les *pleuræ,* chacune d'elles est constituée par deux pièces chitineuses : une inférieure, l'*épisternum*, et une supérieure, l'*épimère*. Mais c'est là un degré de complexité qui se rencontre assez rarement, et qu'on peut étudier, par exemple, sur les anneaux du thorax des Insectes. Dans la règle, ces pièces se soudent entre elles, de façon à constituer des demi-anneaux ; quelquefois même, comme dans les Chenilles, etc., le zoonite a pour squelette un anneau complet et continu. Quoi qu'il en soit, le développement respectif de chacune des parties du zoonite, leur mode d'agencement varie beaucoup, et entraîne des différences considérables dans la forme des anneaux suivant qu'on les considère en un point ou un autre du corps. D'autre part, il peut se produire entre un certain nombre d'anneaux voisins des relations plus étroites, et alors le corps, au lieu de se composer d'une série de zoonites successifs, offre à considérer un petit nombre de régions complexes, elles-mêmes comprenant plusieurs anneaux. Dans ces conditions, la segmentation est dite *hétéronome*.

Morphologie des régions du corps. — Le maximum de différenciation nous est offert par les Insectes (fig. 182), dont le corps se divise en trois parties nettement distinctes :

1° La *tête* (A) constituée par une masse unique résultant de la soudure de quatre anneaux au moins, comme l'indiquent les appendices que porte cette région, et qui sont différenciés en organes de tact, les *antennes*, et en organes masticateurs.

2° Le *thorax* (T), formé de trois anneaux, dont chacun porte une patte ambulatoire, et sur lesquels se trouvent aussi les organes du vol.

3° L'*abdomen* (AB) typiquement formé de onze zoonites, très généralement dépourvus d'appendices, mais dont le nombre peut se réduire, par suite de l'avortement des derniers anneaux (voir plus haut).

Différenciation progressive des régions du corps dans la série des Arthropodes. — Dans les groupes inférieurs, l'hétéronomie est loin d'être aussi complète. Les Crustacés présentent des types presque homonomes. Toutefois, même dans ce groupe, les premiers anneaux se soudent toujours, de façon à former une région indivisible, la *tête*.

Chez les formes les moins élevées, le *Branchipus* par exemple, tous les anneaux postcéphaliques sont à peu près identiques, ou ne se modifient qu'insensiblement, comme les appendices qu'ils

portent, de façon qu'on ne puisse pas établir de ligne de démarcation nette séparant le corps en plusieurs parties. Au contraire, chez l'*Apus*, dont l'organisation est pourtant fort peu différente, un repli cutané en forme de bouclier dorsal s'étend sur tous les premiers anneaux qui sont ainsi soudés et immobilisés, et deux parties peuvent dès lors être nettement distinguées dans l'animal, bien que les appendices de l'une et de l'autre ne présentent que des différences peu sensibles. Cette tendance à la division du corps en deux régions distinctes s'accentue bien davantage chez

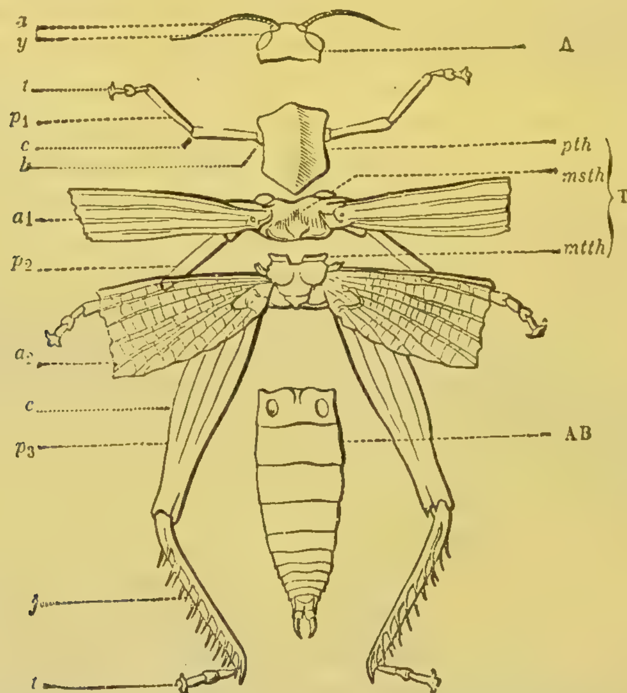


Fig. 182. — Parties du corps d'un Insecte : *Œdipoda miniata*. — A, tête; T, thorax [*pth*, prothorax; *msth*, mésothorax; *mtth*, métathorax]; AB, abdomen; *a*, antenne ; *y*, yeux; p_1, p_2, p_3, les trois paires de pattes; a_1, a_2, les deux paires d'ailes; *h*, hanche (trochanter); *c*, cuisse; *j*, jambe; *t*, tarse.

les Crustacés supérieurs. Chez les Décapodes, l'Écrevisse par exemple, il existe aussi un bouclier dorsal, la *carapace*, soudant les uns aux autres les treize premiers anneaux, tandis que les derniers anneaux, formant l'*abdomen*, restent libres et indépendants. En même temps se manifeste entre ces deux parties une division du travail physiologique qui entraîne l'hétéronomie complète des appendices. Les membres abdominaux sont rudimentaires, et à part les appendices de l'avant-dernier anneau, qui, avec le segment terminal, forment la nageoire caudale, ils jouent un rôle très limité; ceux au contraire de la partie antérieure du corps modifient leur forme de façon à devenir des

organes sensoriels, les *antennes*, des organes masticateurs ou préhenseurs, et des appareils de locomotion. Ils sont, en somme, comparables aux appendices que portent la tête et le thorax des Insectes. Aussi donne-t-on à cette partie antérieure le nom de *céphalothorax*.

Le céphalothorax est en réalité la partie essentielle du corps; c'est à l'intérieur de ses anneaux que se trouvent logées les parties centrales des appareils constituant l'organisme de l'animal. L'abdomen au contraire, qui ne contient que des prolongements de ces mêmes appareils, tend à devenir une partie résiduelle, où on ne rencontre plus que les organes spéciaux à chacun des zoonites, des muscles, une portion du tube digestif, de la chaîne nerveuse et de l'appareil circulatoire. Les Décapodes *Anomoures* nous montrent une série très graduelle de formes où cette région devient de moins en moins développée; et l'abdomen des Crabes ne consiste plus qu'en une série d'anneaux extrêmement petits, où la chaîne nerveuse elle-même ne se continue plus que sous la forme d'un mince filet. Cet abdomen raccourci ne porte plus de nageoire caudale et se replie sous le céphalothorax, que recouvre une large carapace triangulaire arrondie ou quadrangulaire, seule visible quand on regarde l'animal par sa face dorsale.

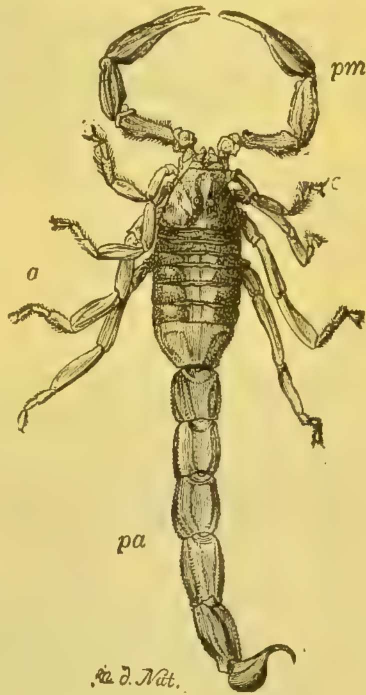


Fig. 183. — *Buthus europæus*. — *c*, céphalothorax; *a*, abdomen; *pa*, post abdomen *pm*, palpe maxillaire.

Morphologie extérieure des Arachnides; céphalisation. — Ces phénomènes de rétrogradation de l'abdomen, auxquels on a donné le nom de *céphalisation*, se manifestent avec encore plus de netteté chez les Arachnides. Parmi celles-ci, le Scorpion se rapproche le plus étroitement des Crustacés. Son corps (fig. 183) présente aussi un céphalothorax portant les appendices préhenseurs et locomoteurs, et un abdomen formé de douze segments. Mais celui-ci ne porte plus à proprement parler d'appendices. De plus un nouveau pas est fait dans le sens de la céphalisation. L'abdomen se divise en deux parties : les sept premiers anneaux sont aplatis, de même largeur que le céphalothorax; les autres, au contraire, sont prismatiques et très étroits; ils constituent le

post-abdomen ou la *queue* du Scorpion, qui se termine par un aiguillon venimeux.

Chez les *Thélyphones* (fig. 184), l'abdomen se termine par un long filet articulé. Ce sont les trois derniers anneaux qui forment,



Fig. 184. — *Thelyphonus caudatus : a*, chélicères ; *b*, palpe maxillaire ; *c*, post-abdomen.

on le voit, un post-abdomen extrêmement réduit. Chez les *Phrynes* (fig. 185), qui sont, comme organisation, extrêmement voisines, ce fouet post-abdominal disparaît lui-même entièrement et il ne reste plus que la partie antérieure de l'abdomen, encore formée de onze anneaux distincts, mais dépourvue totalement d'appendices. Enfin, chez les Araignées (fig. 186), tous les segments restants de l'abdomen se soudent entre eux de façon à constituer une masse unique, et le corps de l'animal ne se com-



Fig. 185. — *Prynus lunulatus.*

pose plus que de deux parties non segmentées. C'est, on le voit, le maximum de l'hétéronomie.



Fig. 186. — *Lycosa tarentula*. — *c*, céphalothorax; *a*, abdomen; *pm*, patte mâchoire (palpe maxillaire).

MORPHOLOGIE DES MYRIAPODES. — Chez les MYRIAPODES (fig. 187), il semble y avoir moins de différenciation, car leur corps pré-

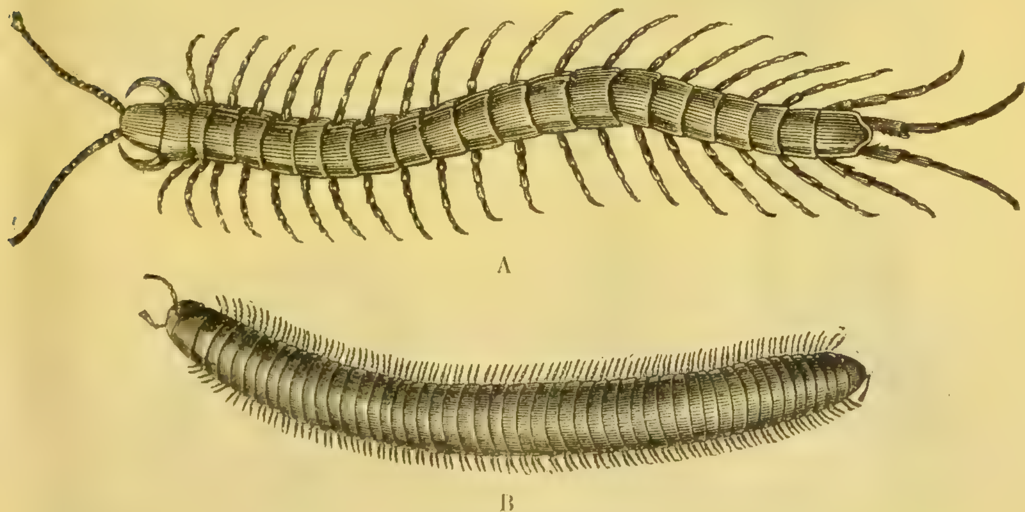


Fig. 187. — Morphologie des Myriapodes. — A, CHILOPODES : *Scolopendra morsitans*. — B, CHILOGNATHES : *Julus terrestris*.

sente une série souvent très considérable d'anneaux tous semblables. Il faut cependant remarquer que ces animaux possèdent

une tête distincte, formée comme chez les Insectes par la soudure de quatre anneaux au moins. C'est là un caractère de supériorité que nous n'avons pas rencontré avec tant de netteté dans les groupes moins élevés, et qui rapproche les Myriapodes des Insectes. Mais d'autre part le thorax et l'abdomen ne sont pas ici différenciés, et on ne peut encore distinguer que deux parties : une tête et le reste du corps (thorax et abdomen).



Fig. 188. — Coupe transversale d'un Phyllopode (*Limnetis brachyrus*) passant au niveau de la première paire de pattes branchiales. — *d*, duplicature du tégument dorsal formant une carapace bivalve ; *c*, cœur ; *i*, intestin ; *n*, chaîne nerveuse ; *br*, *br'*, lames branchiales de la patte (Grube).

Expansions tégumentaires : — Carapace, manteau. — Un dernier fait anatomique, fréquent surtout chez les Crustacés, peut venir modifier notablement la forme du corps, et constitue par suite un facteur important de la morphologie comparée du groupe. C'est la production, en certains points du corps, d'expansions tégumentaires, revêtues de chitine, et recouvrant une région plus ou moins étendue. Nous en avons déjà vu un exemple dans la carapace céphalo-thoracique des *Apus* et des Podophthalmes, qui n'est qu'un repli formé par l'extension excessive des pièces tergales d'un ou deux zoonites céphaliques, et soudé aux anneaux thoraciques qu'il recouvre. Chez les Cladocères, chez divers Phyllopodes et chez les Ostracodes, la carapace est bivalve (fig. 188), et chez ces derniers elle enveloppe complètement l'animal. Elle est produite par le développement exagéré de deux épimères qui viennent s'articuler sur le dos, où la pièce tergale a disparu complètement. Les deux parties ne se développent d'ailleurs que peu à peu ; elles apparaissent sous la forme de deux petits lobes qui s'accroissent progressivement et finissent par se rejoindre sur la ligne médiane.

Une production du même ordre, mais beaucoup plus curieuse, se rencontre chez les Cirripèdes. Ces curieux Crustacés ont été longtemps pris pour des Mollusques à cause de la forme très spéciale qu'ils présentent ; mais ce ne sont en réalité que des Copépodes fortement modifiés par la vie

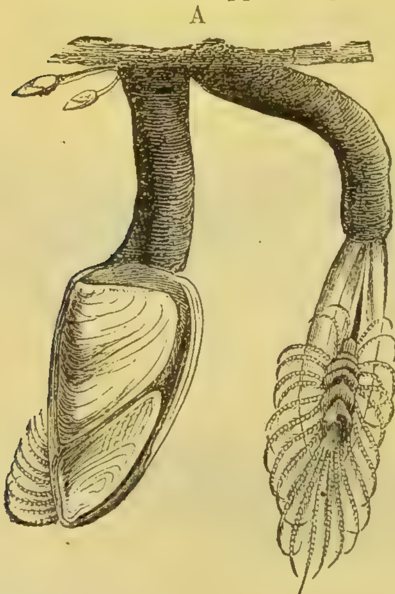




Fig. 189. — Cirripèdes. — A, *Lepas anatifera*. — B, *Balanus tintinnabulum*.

sédentaire ou parasitaire. La larve de ces animaux se fixe par la tête, au moyen d'une ventouse qui termine les antennes, et à l'intérieur de laquelle s'ouvre une glande fournissant la matière fixatrice. Dans les *Anatifes* et les genres voisins, la partie fixée se développe en un pédoncule parfois fort long, à l'extrémité duquel est porté l'individu. Ce pédoncule manque chez les *Balanes*, les *Coronules*, etc. Mais, dans tous les cas, il se développe dans la partie dorsale un repli considérable, qui s'accroît de manière à former un sac chitineux, enfermant tout l'animal, et ne laissant à la face ventrale qu'une ouverture bâillante, par où peuvent faire saillie les appendices. Ce sac constitue le *manteau*. Il peut arriver (*Anelasma*) que ce manteau reste purement chitineux, mais en général il s'y dépose des plaques calcaires, en nombre plus ou moins grand. Chez les *Anatifes*, elles sont au nombre de cinq, dont l'une impaire, la *carène*, et les autres placées symétriquement : les *terga* ou pièces supérieures, et les *scuta* ou pièces inférieures.

Chez les *Pollicipes*, le nombre des pièces calcaires est encore plus grand. Outre les cinq pièces des Anatifes, il se forme en effet, au point où le manteau s'attache au pédoncule, une multitude de petites plaques calcaires disposées en collerette. Supposons que ces plaques se soudent les unes aux autres, et se développent considérablement, de façon à dépasser le niveau des scuta et des terga, nous aurons une *Balane;* le manteau forme alors une loge complète, où l'animal se retire entièrement; les pièces paires restent seules mobiles, et constituent un opercule qui ferme l'ouverture de la loge.

§ 3. — *Morphologie comparée des appendices.*

Si la comparaison des anneaux et de la forme extérieure des Arthropodes nous a montré une grande variété dans les différents groupes de l'embranchement, nous allons être en présence de modifications autrement importantes en étudiant les appendices portés par ces anneaux.

Les anneaux portent normalement chacun une paire d'appendices. Ces appendices peuvent disparaître sur un ou plusieurs anneaux, mais il est extrêmement rare que deux paires puissent coexister sur un seul zoonite.

Lorsqu'un segment du corps porte plusieurs paires d'appendices, c'est le plus souvent qu'il résulte de la fusion d'autant de zoonites primitifs, comme le prouve l'ontogénie. C'est en se basant sur ce principe qu'on a pu par exemple déterminer, en comptant ses appendices, le nombre de zoonites qui entrent dans la constitution de la tête, qui, on l'a vu, est toujours le résultat de la fusion de plusieurs segments. Il est rare que les appendices disparaissent ou même soient réduits à un état rudimentaire, à la fois dans toute l'étendue du corps. Ce caractère qui ne se rencontre que chez quelques larves, et qui est encore bien plus rare à l'état adulte, provient d'une dégradation excessive due au parasitisme, ou d'une façon plus générale, à l'abondance des matériaux alimentaires mis à la portée de l'animal. C'est le cas d'un grand nombre de larves de Diptères, c'est aussi celui des *Pentastomum*,

Arachnides parasites, pourvues simplement d'un appareil de fixation consistant en quatre crochets, qu'on peut considérer comme les articles terminaux des deux premières paires d'appendices (fig. 190).

État rudimentaire des appendices chez le Péripate. — Mais il est un cas où l'état rudimentaire des appendices n'est pas dû aux causes que nous venons d'indiquer, mais bien à une infériorité organique. C'est celui des Onychophores, représentés par le seul genre *Peripatus* (fig. 191).

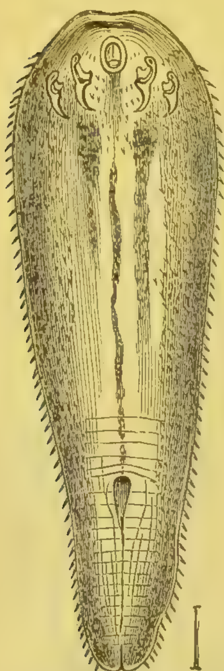


Fig. 190. — Linguatules : — *Pentastomum tænioïdes.*

Les Péripates ont un corps absolument homonome, ayant de 14 à 24 segments, dont chacun porte à sa partie ventrale une paire de mamelons courts, coniques, terminés par deux griffes. Cette organisation les avait longtemps fait ranger parmi les Annélides, mais les recherches de Moseley sont venues les placer définitivement parmi les Arthropodes, en démontrant que ces mamelons n'étaient en somme que des appendices réellement articulés, mais tout à fait rudimentaires.

Type général de l'appendice. — Ces exceptions mises à part, quelles que soient les modifications secondaires qu'ils puissent subir, et malgré les formes d'une infinie variété qui résultent de leur adaptation aux fonctions les plus diverses (tact, préhension, mastication, locomotion, respiration), les appendices des Arthropodes peuvent être considérés comme dérivant tous d'un même type.

Études-les d'abord chez les crustacés. On peut d'une manière générale y distinguer trois parties : une portion basilaire attachée directement au corps de l'animal et que nous appellerons avec Huxley le *protopodite;* elle porte à son extrémité les deux branches terminales de l'appendice, désignées sous le nom d'*endopodite* et d'*exopodite* (fig. 192). Milne-Edwards en se basant surtout sur l'anatomie des Décapodes avait donné à ces diverses



Fig. 191. — Onychophores : *Peripatus Capenis.* Gr. nat. (Moseley).

parties d'autres noms, aujourd'hui abandonnés. Pour lui l'exopodite était le *palpe*, et l'ensemble des deux autres parties constituait la *tige*.

L'appendice ainsi constitué est typiquement un appendice adapté à la locomotion; c'est un organe natatoire. Mais comme nous l'avons déjà dit plus haut, il est soumis à des adaptations secondaires, et nous pourrons, pour la clarté de l'exposition, diviser en quatre groupes les appendices des Arthropodes :

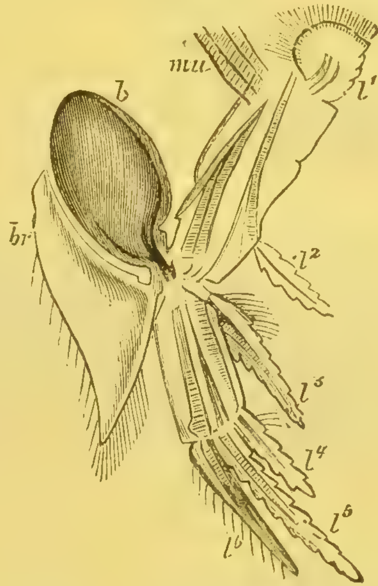


Fig. 192. — Patte de la deuxième paire d'*Apus productus*, Leach. — *mu*, muscles ; l^1, l^6, lobes de l'endopodite; *br*, *b*, exopodite transformé en deux branchies, l'une lamellaire, l'autre vésiculaire (Gerstæcker).

1° Les *appendices locomoteurs* souvent localisés sur le thorax ; ce sont eux qui se ramènent le mieux au type primitif. Ils sont très fréquemment aussi adaptés partiellement à l'exercice de la respiration;

2° Les *appendices abdominaux*, primitivement semblables aux premiers, mais s'en éloignant chez les Arthropodes supérieurs, soit pour devenir rudimentaires, soit pour s'adapter à des fonctions spéciales;

3° Les *appendices préoraux*, en général transformés en organes de tact et auxquels on donne le nom d'*antennes;*

4° Enfin, les *appendices masticateurs* qui suivent immédiatement la bouche; ils servent à la trituration des aliments, ou du moins prennent une part plus ou moins active à cet acte physiologique.

A. Appendices locomoteurs.

Appendices de natation. — Les animaux dont les appendices se rapprochent le plus du type primitif sont les *Phyllopodes* (fig. 192), qui sont, à plus d'un titre, plus qu'aucun autre groupe, voisins de la forme ancestrale des Crustacés. Les appendices thoraciques ne diffèrent pas des appendices abdominaux, et on peut compter de 10 à 40 paires de rames natatoires, à peu près toutes semblables entre elles, mais devenant cependant de plus en plus petites et simples, à mesure qu'on se rapproche de la partie postérieure du corps. Ces rames sont aplaties, foliacées, et présentent

les 3 parties typiques de l'appendice. Le protopodite et l'endopodite constituent la portion locomotrice du membre. Ils sont dans le prolongement l'un de l'autre et présentent des lobes foliacés, surtout vers l'extrémité; l'un d'eux (l^1), très rapproché de la base du protopodite, joue peut-être un rôle dans la mastication. Dans tous les cas c'est lui qui en se développant formera le talon triturant des pattes-mâchoires. Quant à l'exopodite il est plus particulièrement adapté à la respiration, et présente deux lobes, l'un lamellaire (*br*), l'autre basilaire, vésiculeux (*b*).

On retrouve la même forme d'appendices chez les *Cladocères* que l'on réunit souvent aux précédents pour former le groupe des *Branchiopodes*. Mais ici leur nombre diminue dans une proportion considérable; il n'en existe plus que 4 à 6 paires, pouvant au moins en partie servir à la mastication.

Chez les *Copépodes*, nous allons pouvoir décrire pour la première fois des *appendices thoraciques* distincts des appendices abdominaux ; les organes locomoteurs sont en effet exclusivement attachés à la partie moyenne du corps, au thorax; ils prennent en outre une figure nouvelle: ce sont des rames longues et plates, bifides, et munies de longues soies, en un mot, admirablement conformés pour fendre l'eau, au milieu de laquelle ces animaux peuvent nager avec une grande rapidité. Elles se décomposent en un certain nombre d'articles, ce que nous n'avions pas encore vu se produire chez les Phyllopodes. Le protopodite est biarticulé, et chacune des rames a trois segments.

Mais ce que ce groupe nous présente de plus intéressant, et nous avons déjà d'ailleurs insisté plusieurs fois sur ce point, c'est la modification profonde que fait subir au système appendiculaire la vie parasitaire que mènent beaucoup d'entre eux. Le plus généralement c'est une régression entraînée par l'immobilité de l'animal, et amenant d'abord la disparition d'une des rames, puis l'atrophie de toutes les deux, et enfin, l'effacement complet des appendices locomoteurs.

Mais d'autres fois, par exemple chez l'*Argulus foliaceus*, qui vit en parasite sur les branchies des Poissons, les appendices s'allongent au contraire d'une façon considérable ; leurs articles se multiplient, nous amenant pour ainsi dire à la forme que prennent les appendices des *Cirripèdes* également modifiés par la vie sédentaire. Chez ceux-ci, en effet (fig. 189, A), le thorax porte six paires d'appendices dont les deux rames sont extrêmement longues, et présentent un nombre très grand d'articles; elles portent de longues soies, et l'animal, en les faisant alternativement sortir sous forme d'un élégant panache et rentrer dans la cavité du

manteau, amène le courant d'eau nécessaire à la respiration et à la nutrition. Chez ces animaux, aucune paire d'appendices n'est modifiée en vue de la respiration ; elle s'effectue uniquement par les téguments et par toute la surface du corps.

Appendices ambulatoires. — Si maintenant nous sortons du groupe des Entomostracés, nous trouverons dans les Crustacés supérieurs une division du travail et une fixité de caractères bien plus nettes. Toujours, en effet, les appendices thoraciques se distinguent complètement des membres abdominaux. Les premiers sont désormais nettement et uniquement ambulatoires; ce sont de véritables pattes, destinées non plus à nager, mais à *marcher* sur les algues ou sur le sol. Ils tendent à prendre la forme d'une simple tige multiarticulée, formée de segments cylindriques, mobiles indépendamment les uns des autres. Cette tendance s'affirme très nettement à mesure qu'on s'élève dans la série.

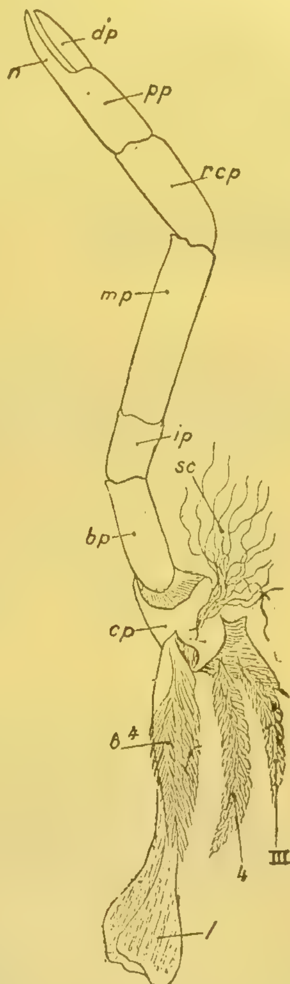


Fig. 193. — Seconde patte ambulatoire gauche de l'Écrevisse : *cp*, coxopodite ; *bp*, basipodite ; *ip*, ischiopodite ; *mp*, méropodite ; *rcp*, carpopodite ; *pp*, propodite ; *dp*, dactylopodite formant pince avec le prolongement, *n*, du propodite ; *l*, lamelle formant l'épipodite ; *sc*, soies recouvrant un petit mamelon qui représente l'exopodite ; b_4, podobranchie ; 4, III, les deux arthrobranchies insérées sur la membrane articulaire qui attache le membre au sternum.

Les *Schizopodes* ont encore les pattes thoraciques biramées et terminées par deux filets natatoires à peu près égaux.

Chez les *Stomatopodes* (fig. 201) une seule des deux tiges est bien développée, mais l'autre existe encore et présente plusieurs articles. Chez les *Décapodes* enfin, et chez tous les *Edriophthalmes*, l'exopodite a disparu, et les appendices thoraciques (fig. 193) sont constitués par une seule tige formée en général d'une série d'articles cylindriques. C'est une patte essentiellement ambulatoire, et ce n'est que dans des cas très rares, que, par une adaptation secondaire, ces articles s'aplatissent en une lame foliacée, pour faire de l'appendice un organe natatoire. Les articles sont en général au nombre de six ou sept

auxquels on a donné des noms que la figure 193 explique suffisamment; le dernier est le plus souvent en forme de griffe; mais il arrive quelquefois qu'il s'insère sur le milieu de l'article précédent et forme avec celui-ci une pince utilisée soit pour la défense, soit pour la préhension des aliments.

Cela a lieu notamment pour les premières pattes de la plupart des Décapodes, et se rencontre très fréquemment aussi chez les Edriophthalmes.

Appendices thoraciques des arthropodes aériens. — La forme

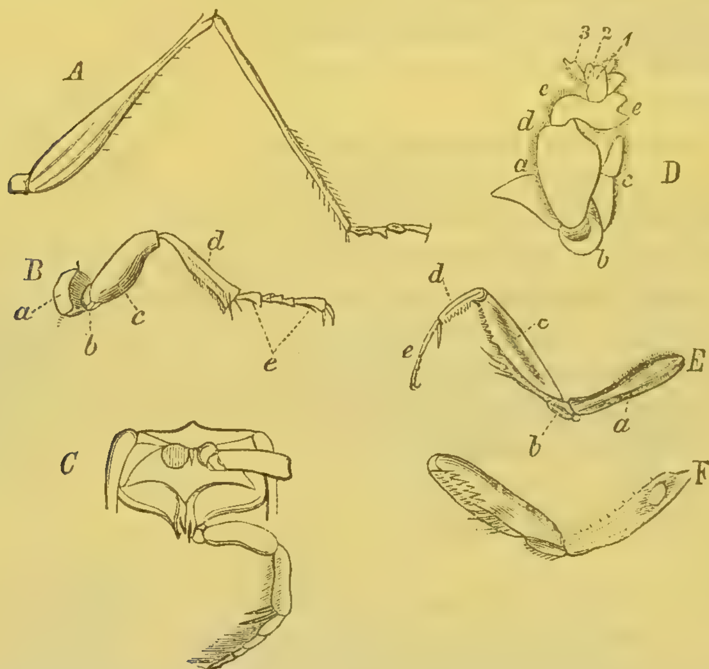


Fig. 194. — Pattes d'Insectes. — A, Patte sauteuse de *Locusta;* — B, patte ambulatoire de *Carabus auratus:* *a*, hanche (*coxa*); *b*, trochanter; *c*, cuisse; *d*, jambe; *e*, tarse; — C, mésothorax de *Dytiscus marginalis*, portant une patte natatoire; — D, patte fouisseuse de *Gryllotalpa vulgaris* : *a*, hanche; *b*, trochanter, portant une apophyse en forme de dent, *c*; *d*, cuisse; *e*, jambe; 1, 2, 3, articles du tarse; — E, patte ravisseuse de *Mantis religiosa :* mêmes lettres que B; F, la même patte avec la jambe repliée.

linéaire des appendices se retrouve désormais à peu près identique dans tous les autres groupes d'Arthropodes. Chez tous en effet, en faisant exception des formes dégradées par le parasitisme, comme les *Linguatules* et quelques autres, les pattes sont constituées par une série unique d'articles placés bout à bout. Le nombre des articles est assez fixe : il est de six ou sept chez les Myriapodes et la plupart des Arachnides. Chez les Insectes (fig. 194 B), on y trouve cinq parties : la hanche, ou *coxa*, qui s'articule avec le thorax, le *trochanter*, souvent confondu avec l'article suivant, la *cuisse*, la

jambe, toujours terminée par deux longues épines, qu'on nomme les *éperons*, et enfin le *tarse*, en général formé lui-même de plusieurs articles (souvent 5). A son extrémité, la patte porte soit des griffes, soit des épines, soit des organes adhésifs, comme la patte de mouche que représente la figure 195. Sur ce type général viennent se greffer une foule infinie de modifications, dues aux adaptations auxquelles l'organe doit se plier. De là des changements profonds dans la figure de l'appendice, qui devient propre au saut,



Fig. 195. — Dernier article du tarse de la patte antérieure de *Calliphora vomitoria*, vu par la face inférieure et grossi 200 fois. — *g*, griffe ; — *p*, pulvilli couverts de petites ventouses. — A droite, trois de ces ventouses plus grossies (Tuffen West).

à la course, à la nage, ou se transforme en patte ravisseuse ou fouisseuse (fig. 194). Mais leur nombre est constant dans chaque groupe. Il est de huit chez les Arachnides, de six chez les Insectes.

B. Appendices abdominaux.

Nous n'avons pas à nous occuper de ce second groupe d'appendices chez les *Entomostracés*. Chez ces êtres, en effet, ou bien ces appendices manquent (*Copépodes*), ou bien ils sont en tout semblables aux appendices du thorax, sont comme eux locomoteurs, et ont été par suite étudiés comme tels au paragraphe précédent.

Il n'en est pas de même pour les autres Arthropodes. Chez les *Malacostracés* en effet, ces appendices se différencient en vue d'une fonction nouvelle, et affectent une forme différente sous laquelle il convient de les étudier.

L'abdomen est formé, on se le rappelle, de 8 anneaux chez les

Nébalies, de 7 seulement chez les Malacostracés proprement dits. Dans les deux cas, les 6 premiers seulement portent des appendices. Le dernier est le *telson*, parfois élargi en forme de nageoire caudale (Décapodes); plus souvent, il se termine par un double filet.

Chez les *Nébalies*, les membres abdominaux sont des organes natatoires, bizarres, et assez semblables à ceux des Copépodes. Mais les quatre premiers seuls sont bien développés. Par un phénomène de céphalisation remarquable, les deux derniers sont réduits à l'état de courte baguette immobile.

La même forme typique se retrouve chez les *Edriophthalmes*, mais avec quelques modifications. Les *Isopodes* ont leurs six membres abdominaux tous semblables, relativement courts (Pl. II, A). Ils s'adaptent spécialement à la respiration, et seront étudiés plus tard avec plus de détails. Chez les *Amphipodes* (fig. 196), au contraire, ces six organes dépourvus de tout rôle direct dans la respiration se divisent en deux groupes : les trois premiers, plus développés, sont dirigés en avant; les trois postérieurs, plus réduits, sont au contraire dirigés en arrière.

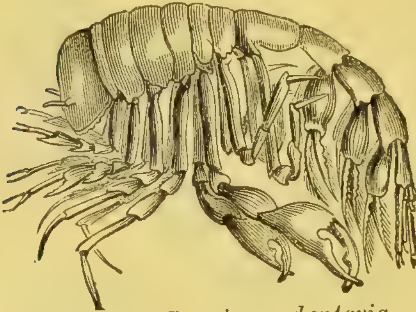


Fig. 196. — *Pronima sedentaria.*

Fréquemment les appendices de la sixième paire deviennent lamelleux et forment, avec le telson, la *nageoire caudale*. Ce fait, assez répandu chez les *Isopodes*, est à peu près général dans le groupe des *Thôracostracés*.

Dans ce groupe les cinq autres appendices peuvent être diversement conformés. Ils forment les branchies des *Stomatopodes* (v. page 375), deviennent chez les *Schizopodes* des pieds nageurs; enfin chez les *Décapodes* ils ne jouent aucun rôle dans la locomotion, mais servent dans les femelles à porter les œufs, tandis que dans les mâles la première paire est différenciée en organes d'accouplement.

Chez les *Brachyures*, ils subissent une réduction pareille à celle de l'abdomen. La nageoire disparaît, et il ne reste plus que les organes adaptés à la reproduction, à savoir : ceux de la première paire chez le mâle, ceux des quatre premières paires chez la femelle. Nous y reviendrons plus tard.

Chez les *Limules* (fig. 200), l'abdomen porte également six paires de membres. Les cinq dernières sont adaptées à la respiration et portent les branchies, la première est un organe protecteur, s'étendant au-dessus des branchies proprement dites, et constituant

l'*opercule*. Ces organes sont donc tous appropriés à la respiration, et seront étudiés plus tard.

Si nous arrivons aux ARACHNIDES, nous voyons disparaître complètement les membres abdominaux. Il faut cependant introduire ici une réserve. Nous verrons en effet que, suivant la théorie de Mac Leod, les poumons des Scorpions seraient morphologiquement homologues aux pattes branchiales des Limules, et représentent des appendices; mais, en tous cas, leur étude ne doit pas être placée ici.

Toutefois l'abdomen des Scorpions semble avoir conservé une paire de vrais appendices; c'est le *peigne*, qui paraît appartenir au second segment, et qui semble être transformé en organe sensoriel; un gros ganglion existe à sa base, et il en part un nerf qui parcourt tout l'organe. Si d'ailleurs l'abdomen des Arachnides est dépourvu d'appendices, ces derniers existent pendant la période embryonnaire. Il se forme en effet, sur les anneaux de cette partie du corps, des tubercules qui représentent les appendices au nombre de six paires chez les Scorpions, de quatre paires chez les Araignées. Peut-être est-ce à une modification de ceux-ci qu'il faut rapporter les filières qui terminent l'abdomen des Araignées.

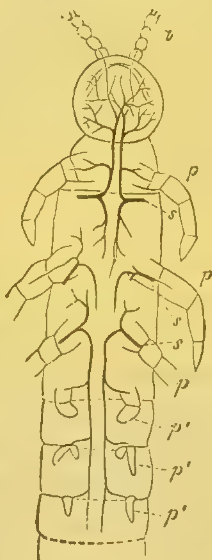


Fig. 197. — Moitié antérieure de *Campodea fragilis* : *a*, antennes; *p'*, pattes post-thoraciques rudimentaires; *s*, stigmates (PALMEN).

La même remarque s'applique aux INSECTES. Dépourvus d'appendices abdominaux, ils en présentent des traces pendant la période embryonnaire. Dans l'embryon d'Hydrophyle notamment, on aperçoit sur la face ventrale de chaque segment abdominal une paire de tubercules saillants, semblables à ceux qui donnent les pattes antérieures. Ce sont les rudiments des pattes abdominales.

Dans un très petit nombre de cas, limités au groupe le plus inférieur, celui des *Thysanoures*, on peut reconnaître, même chez l'adulte, les traces de ces membres rudimentaires.

Chez le *Campodea*, on en trouve une paire sur les trois premiers anneaux; chez le *Machilis* (fig. 197), une sur les huit premiers anneaux. Les Insectes descendent donc d'êtres à anneaux tous pourvus d'appendices, sans doute comparables au Péripate.

Chez les MYRIAPODES, les appendices abdominaux sont conservés; mais ils sont tellement identiques aux pattes thoraciques

qu'il est impossible de les en distinguer. De là un nombre très grand de pattes ambulatoires (fig. 187). Les Myriapodes se divisent à cet égard en deux groupes distincts. Chez les uns (*Chilopodes*, fig. 187 A) chaque segment porte, comme dans le cas le plus ordinaire, une paire de pattes. Mais, chez les *Chilognathes*, appelés aussi pour cette raison *Diplopodes*, chaque segment, après le quatrième ou cinquième, est divisé inférieurement en deux parties, dont chacune porte deux pattes (fig. 187 B). On en avait conclu que chacun d'eux était formé par la fusion de deux zoonites primitifs. Il n'en est rien. Chaque segment est d'abord simple, et ce n'est que plus tard qu'il se divise incomplètement en deux parties, dont chacune acquiert une série complète d'organes. C'est la seule exception connue à la règle que nous avons posée précédemment.

C. Antennes.

En avant de la bouche, il existe presque partout des organes spéciaux fonctionnant surtout comme organes des sens. Ce sont les *antennes*. Ce sont, au moins chez les Crustacés, des appendices modifiés. Leur forme typique est celle d'un long fouet, formé d'une série d'articles courts, semblables, souvent très nombreux, ce qui donne à l'organe une souplesse très grande. Il semble au premier abord bien difficile de les homologuer aux appendices normaux. Mais la manière dont ils apparaissent est tout à fait semblable au mode de formation des appendices. Ils naissent à la face inférieure du corps, et ce n'est que plus tard qu'ils prennent sur la face dorsale leur position normale. De plus, si on suit le développement chez les Crustacés à métamorphoses, on voit que, des trois appendices du Nauplius, qui sont des appendices nettement ambulatoires, ce sont les deux premiers, qui en se modifiant donneront les antennes. Enfin l'anatomie comparée elle-même vient démontrer complètement l'homologie.

Antennes des Crustacés. — Chez la plupart des *Entomostracés*, les antennes n'ont pas une différenciation si grande. Chez les *Ostracodes*, en effet, les deux paires d'antennes sont de simples pattes à peine modifiées, et servent nettement à la marche et à la natation. Il en est de même chez les *Copépodes* libres, où les antennes servent de rames natatoires, tandis que celles de la seconde paire sont munies de longues soies recourbées, ou chez les Parasites, de crochets puissants, et servent à la fixation de l'animal. De même encore chez les *Phyllopodes* et chez les *Cladocères*, les antennes postérieures, très longues, sont munies

de soies, et aident puissamment à la locomotion de l'animal. L'anatomie comparée et l'ontogénie s'accordent ainsi à démontrer l'homologie des antennes et des appendices locomoteurs proprement dits.

D'ailleurs, même dans le groupe où elles sont le plus typiques, chez les *Malacostracés*, nous retrouvons les diverses parties qui constituent la patte. En effet, chacune des antennes de l'Écrevisse se compose des trois tronçons fondamentaux, un protopodite basilaire, portant un endopodite et un exopodite. Dans l'antenne antérieure, ces deux dernières parties sont transformées en fouets multiarticulés. L'endopodite de la seconde antenne est seul flagelliforme, l'exopodite étant figuré par une écaille assez développée. Chez les *Edriophthalmes*, l'antenne se modifie encore, et elle tend à prendre la forme d'un fouet unique, à articles plus ou moins nombreux, le second se réduisant.

Cette dernière constitution se retrouve d'une façon constante, malgré une grande variété de formes, dans tout le groupe des

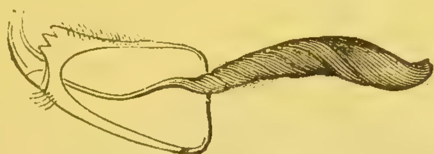


Fig. 198. — Chélicère d'*Epeira diademata*, avec sa glande à venin.

Insectes, et dans celui des *Myriapodes*. Mais, dans ces deux classes, il n'existe plus qu'une paire d'antennes.

On a voulu récemment faire déchoir les antennes des Insectes du rang d'appendices, et les considérer comme des processus, sans analogues chez les Crustacés, dépendant d'ailes latérales du segment préoral (lobes procéphaliques). Le labre des Insectes serait alors l'homologue de l'antenne des Crustacés. Une grande indétermination règne encore sur les homologies de ces premiers appendices.

Chélicères des Arachnides. — Chez les Arachnides, les antennes présentent des modifications qui méritent d'attirer notre attention. Ici, la seconde antenne a disparu complètement; la première elle-même s'est tout à fait transformée (fig. 198); ce n'est plus un organe de tact, mais un organe de préhension, et les seules raisons qu'on puisse invoquer pour leur donner la signification d'antennes, c'est leur situation préorale, et de plus, le fait qu'elles sont, comme les antennes des autres groupes, innervées par les ganglions cérébroïdes.

Tantôt ce sont des pinces didactyles, tantôt au contraire des

organes en forme de griffes, et très souvent elles renferment à leur intérieur une glande à venin qui introduit un liquide urticant dans la piqûre faite par l'organe (1). La première forme, à laquelle on donne plus spécialement le nom de chélicères, se rencontre chez tous les Arachnides à abdomen segmenté, les *Arthrogastres;* au contraire les griffes se trouvent surtout dans les autres groupes, les Araignées par exemple.

Les chélicères existent aussi chez les Limules, que l'on tend à séparer à juste titre de la classe des Crustacés pour les rapprocher des Arachnides.

D. Pièces de la bouche.

L'étude de l'appareil buccal, dont les variations dépendent manifestement du genre de vie de l'animal, va nous fournir des résultats bien autrement intéressants. Typiquement, il se compose des appendices des premiers anneaux postoraux, constituant une paire de *mandibules* et une ou deux paires de *mâchoires.* Mais chez tous les Crustacés et chez beaucoup d'Arachnides et de Myriapodes, un nombre variable d'appendices thoraciques viennent prendre part à l'acte de la mastication, soit en broyant réellement les aliments, soit en se plaçant devant la bouche, comme un rideau qui empêche les aliments de s'échapper. Ce sont les *pattes-mâchoires.*

Il existe donc, comme on le voit, trois sortes d'organes masticateurs.

Appareil buccal des crustacés. — Chez les Crustacés, l'appareil buccal ne présente pas de type défini. On ne peut signaler comme caractère général que la présence d'une paire de mandibules et de deux paires de mâchoires. Encore, chez les *Cladocères* et les *Copépodes*, la seconde paire de mâchoires devient rudimentaire, ou même disparaît tout à fait. Le rôle actif dans la mastication est rempli par les mandibules, qui sont en général puissantes, résistantes, fortement dentées.

Elles ont à peu près complètement perdu la forme primitive de l'appendice. Leur partie essentielle est une pièce massive inarticulée représentant le protopodite. L'endopodite seul des deux tronçons terminaux a persisté. Mais il est en général très réduit, formé de trois articles, et c'est lui qui constitue le *palpe* que porte en général la mandibule (fig. 199, 1). Il manque même souvent (*Bopyrus*, *Oniscus*, *Talitrus*). Inversement, chez quelques

(1) Mills. *Poisons-glands of spiders.* Science gossip., 1866. — Mac Leod. *Notice sur l'appareil venimeux des Araignées*, A. B., t. I, 1880.

Ostracodes, le palpe se développe beaucoup et peut même servir à la natation.

Les *mâchoires* sont moins éloignées du type primitif. Quelquefois la partie masticatrice prend de beaucoup la prépondérance

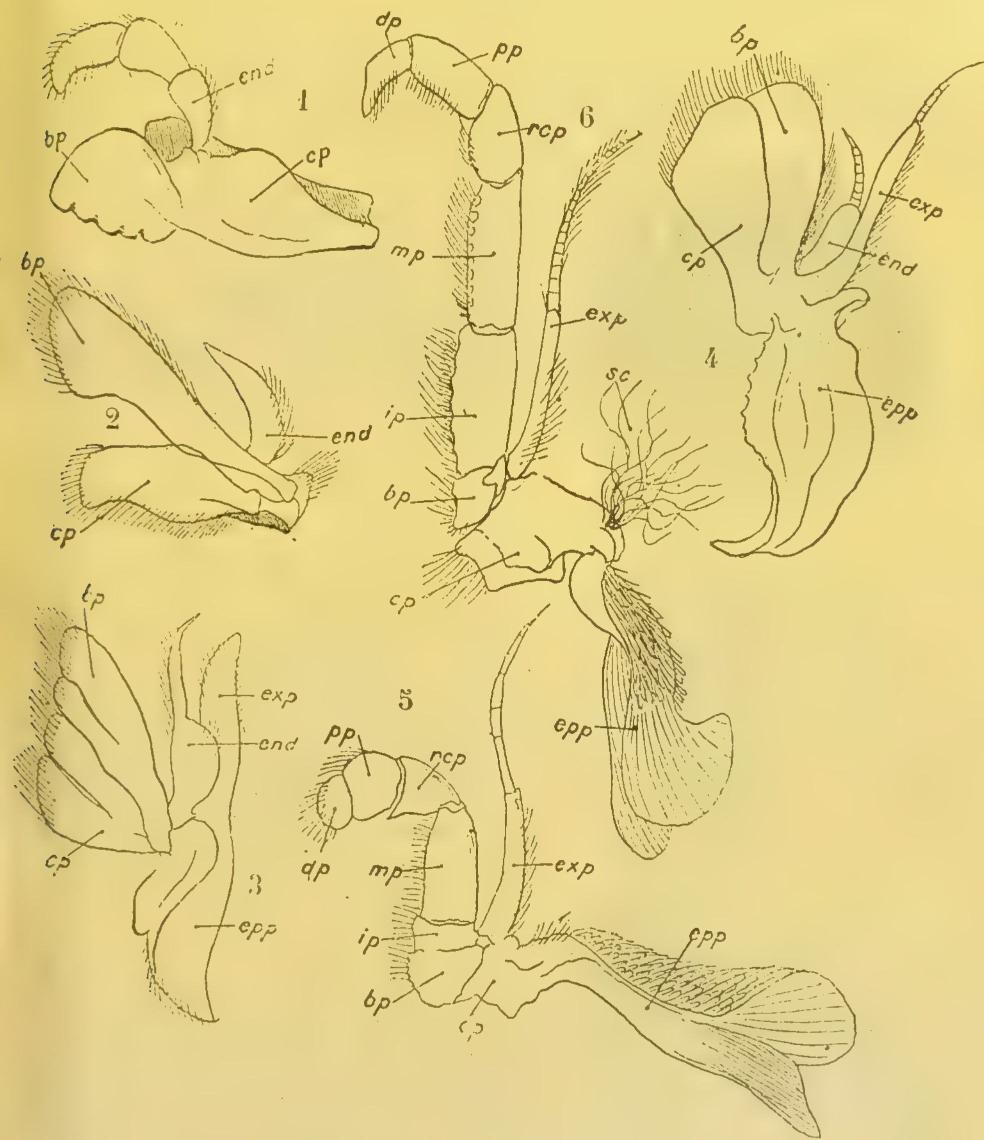


Fig. 199. — Pièces de la bouche d'une Écrevisse. — 1, Mandibule ; — 2, première mâchoire ; — 3, deuxième mâchoire ; — 4, première patte-mâchoire ; — 5, seconde patte-mâchoire ; — 6, troisième patte-mâchoire. — *cp*, coxopodite ; *sc*, bouquet de soies ; *bp*, basipodite ; *ip*, ischiopodite ; *mp*, méropodite ; *rcp*, carpopodite ; *pp*, propodite ; *dp*, dactylopodite ; *epp*, épipodite.

et il se forme un talon, tout à fait semblable à celui de la mandibule. Mais en général les mâchoires sont entièrement lamelleuses, et, dans la mâchoire postérieure au moins, on retrouve les

trois parties fondamentales de l'appendice typique (fig. 199, 2 et 3).

Chez les *Ostracodes*, elles portent même un large appendice vésiculeux qui fonctionne comme branchie.

Dans de nombreux cas de parasitisme, cet appareil se modifie beaucoup plus profondément et se dispose de façon à constituer un organe de succion destiné à aspirer les liquides, que l'animal tire de l'hôte sur lequel il est fixé. Les bords de l'orifice buccal se prolongent, à cet effet, en un tube plus ou moins long, contenant à son intérieur les mandibules transformées en stylets perforants.



Fig. 200. — *Limulus moluccanus*, vu par la face ventrale : *a*, chélicères ; *b*, pattes thoraciques (maxillipèdes) ; *c*, abdomen, montrant l'opercule et les pattes branchiales ; *d*, telson (Van der Hoeven).

A ces pièces fondamentales, viennent toujours, comme nous l'avons dit, se joindre des *pattes-mâchoires* accessoires, en nombre variable. Tantôt ces pattes-mâchoires sont réellement destinées à broyer les aliments. C'est le cas par exemple des *Limules* (fig. 200). Chez ces animaux, le céphalothorax porte, outre la paire antérieure (antennes ou chélicères), qui est aussi à côté de la bouche, cinq paires d'appendices tous semblables (1), qui constituent à eux seuls tout l'appareil buccal. Leur article basilaire est dur, très épineux et peut agir comme une vraie mandibule, tandis que la tige formée de cinq articles allongés fonctionne comme une patte et se termine par une griffe préhensile. C'est bien là, on le voit, le type d'une patte-mâchoire. Mais nulle part ailleurs il n'est aussi bien développé, et rien n'est plus variable que ces appendices accessoires de l'appareil buccal.

Chez les *Phyllopodes*, toutes les pattes présentent un appendice basilaire masticateur, d'autant plus développé qu'on est plus près de la bouche.

Chez les *Copépodes*, il existe deux paires de pattes-mâchoires qui sont bien développées, et jouent dans la mastication le rôle

(1) La dernière paire est plus grande, terminée par des palettes et rappelle la dernière paire d'appendices des Gigantostracés fossiles.

des mâchoires, dont la première est très faible, et la seconde tout à fait atrophiée. Dans les espèces parasites, elles sont transformées en organes de fixation, et se terminent par de fortes griffes qui s'attachent sur le corps de l'hôte.

Les *Edriophthalmes* n'ont qu'une paire de pattes-mâchoires, qui se soudent sur la ligne médiane, de façon à constituer une lèvre inférieure.

Dans les *Stomatopodes* (fig. 201), il y a cinq paires de maxillipèdes fonctionnant à la fois comme mâchoires par leur appendice basilaire, et comme pattes ravisseuses par la pince qui les termine. Celle-ci est particulièrement développée sur la deuxième paire (*c*), où le lobe terminal se replie sur l'avant-dernier, et porte, à son bord interne, des dents aiguës, qui maintiennent énergiquement la proie dans la pince ainsi formée.



Fig. 201. — *Squilla mantis*. — *a*, antenne ; *b*, antennule ; *c*, deuxième patte-mâchoire ; *d*, les trois pattes ambulatoires ; *e*, dernière patte abdominale.

Enfin, chez les *Décapodes*, il n'y a que trois paires de pattes-mâchoires lamellaires, lobées, pourvues de palpes, simples voiles étendus devant la bouche et destinés à maintenir les aliments en présence des mandibules et des mâchoires (fig. 199, 4, 5, 6).

Appareil buccal des Arachnides. — L'appareil buccal des Arachnides est caractérisé par une réduction considérable. Outre les *chélicères* ou antennes-pinces, dont nous avons déjà parlé et qui servent à la préhension des aliments, il se compose uniquement d'une seule paire d'appendices, dont la lame basilaire sert d'appareil masticateur, et qui se terminent par une tige de forme variable, qui est le *palpe maxillaire*. C'est en général un organe assez

semblable à une patte. Ce palpe est multiarticulé, court, chez les *Araignées* et les *Phalangides*, et se termine par une petite griffe. Chez les *Solifuges*, il se développe considérablement et joue le rôle d'une patte ambulatoire, dont il prend exactement la forme. Dans les *Pédipalpes* et les *Scorpionides*, il acquiert une puissance considérable et se termine par une forte griffe ou par des pinces didactyles, bien connues dans les Scorpions, chez lesquels les deux premières pattes ambulatoires, par leur article basilaire, concourent à la constitution de l'appareil buccal. Chez les *Pédipalpes*, cette première paire de pattes se transforme en

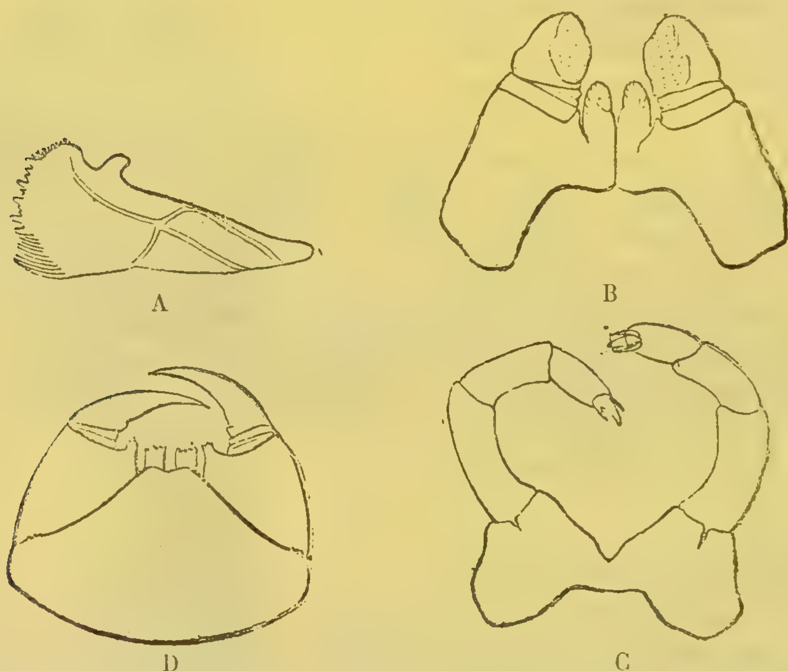


Fig. 202. -- Armature buccale de *Scolopendra morsitans*. — A, mandibule ; B, mâchoires fusionnées en une lèvre inférieure; C, première paire de pattes-mâchoires; D, deuxième paire de pattes-mâchoires ou forcipules contenant la glande à venin.

un long appendice flagelliforme, pareil à une antenne, et formé d'une multitude d'articles (fig. 185).

Cet appareil buccal se dégrade considérablement dans les groupes inférieurs. Tandis que chez les *Linguatules* il disparaît complètement, chez un grand nombre d'Acariens il se transforme en appareil de succion : les deux lames basilaires des mâchoires forment en s'accolant un tube creux, dans lequel se meuvent les chélicères transformées en stylets, pendant que les palpes font saillie de part et d'autre du suçoir.

Appareil buccal des myriapodes. — Les pièces de la bouche des Myriapodes (fig. 202) diffèrent peu de celles des Insectes.

Elles sont représentées par un labre divisé en deux parties, dont la détermination comme appendice est douteuse; par une paire de mandibules (A), et par une lèvre inférieure quadrilobée (B), représentant certainement une paire de mâchoires; chez les *Chilopodes*, les deux lobes externes sont encore multiarticulés et en tout semblables à des palpes. Chez les *Chilognathes*, l'appendice suivant a la forme d'une patte; il n'intervient dans la constitution de la bouche, que par l'article basilaire, développé en une large plaque; au contraire, chez les *Chilopodes*, les deux premières paires de pattes jouent un rôle plus important; les premières ont leur article basilaire soudé en une sorte de lèvre inférieure munie, de palpes, qui ont la forme de crochets recourbés (C) ; les secondes sont beaucoup plus puissantes ; elles fonctionnent comme pattes-mâchoires, et se terminent par un crochet mobile à l'extrémité duquel s'ouvre le canal excréteur d'une glande venimeuse (D).

Appareil buccal des insectes (Théorie de Savigny). — Chez les Insectes, l'appareil buccal présente une remarquable fixité dans sa constitution. Mais chacune des parties qui le constituent varie, d'un ordre à l'autre, dans des proportions considérables, de façon à s'adapter aux genres d'existence les plus divers. Cependant, on peut toujours ramener une armature buccale quelconque d'Insecte à un type primitif, et ce sont les variations de ce type, mises en lumière pour la première fois par Savigny, que nous allons brièvement étudier.

La bouche est fondamentalement armée de six pièces (fig. 203) : deux impaires : le *labre*, ou *lèvre supérieure*, et le *labium*, ou lèvre inférieure; quatre paires : les *mandibules* et les *mâchoires*. Constamment, le labium et les mâchoires portent latéralement des palpes multiarticulés semblables à de petites antennes.

Cela posé, deux types tout à fait distincts s'offrent à nous. Parmi les Insectes en effet, les uns broient les matières animales ou végétales dont ils se nourrissent : ce sont les *Coléoptères*, les *Orthoptères* et les *Névroptères ;* les autres aspirent le suc des plantes ou le sang des animaux : ces insectes suceurs sont les *Lépidoptères*, les *Hémiptères* et les *Diptères*. Entre ces deux catégories se placent les *Hyménoptères*, qui se nourrissent de produits végétaux visqueux ou pulvérulents, et qui sont des Insectes lécheurs.

Bouche des insectes broyeurs. — Les pièces de la bouche des Insectes broyeurs subissent, d'un Insecte à l'autre, peu de variations. Nous allons les prendre comme types et c'est à elles que nous comparerons les pièces buccales des autres groupes. Etudions d'abord les mâchoires, qui sont les plus compliquées, mais

dont les différentes parties sont le plus nettement distinctes; nous verrons que la structure des autres pièces s'en déduira facilement (fig. 203, D).

Sur une pièce basilaire appartenant au squelette des joues, s'articule, par un petit condyle, une tige triarticulée, dont les trois pièces sont, en partant de la base : le *sous-maxillaire* ou *cardo* (*smx*), la pièce *maxillaire* (*mx*) et la *subgalea* (*sg*).

Cette dernière porte elle-même deux pièces : l'une interne aplatie, munie de dents ou de poils, l'*intermaxillaire* (*im*), qui se termine

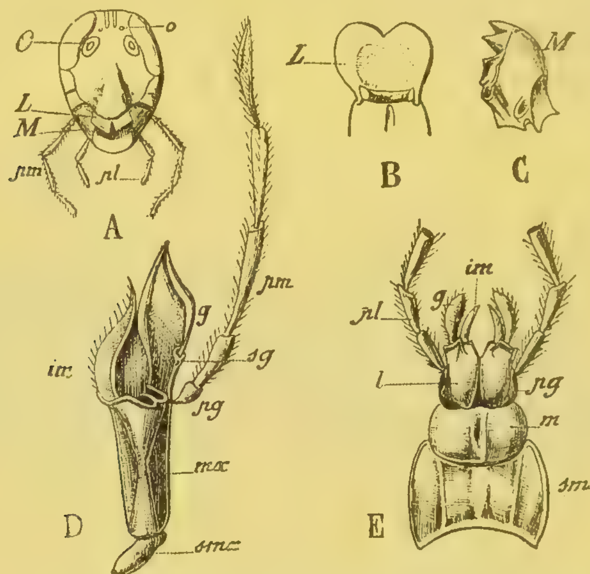


Fig. 203. — Pièces de la bouche d'un Orthoptère (*Œdipoda germanica*). — A, la tête entière vue de face : O, œil ; *o*, ocelle ; L, labre ; M, mandibule ; *pm*, palpes maxillaires ; *pl*, palpes labiaux. — B, labre (L) ; — C, mandibule (M). — D, mâchoire : *smx*, sous-maxillaire ; *mx*, maxillaire ; *im*, intermaxillaire ; *sg*, subgalea ; *g*, galea ; *pg*, palpigère ; *pm*, palpe maxillaire. — E, lèvre inférieure (labium) : *sm*, submentum ; *m*, mentum (sous-maxillaire) ; *l*, languette (maxillaire) ; *g*, paraglosses (galea) ; les autres lettres comme en D.

par une petite pièce peu développée, en général soudée à elle, et qui n'en est bien distincte que chez les Cicindèles ; c'est le *prémaxillaire ;* l'autre pièce reposant sur la subgalea, est la *galea* (*g*), placée au côté externe. Elle est souvent en forme de casque, coiffant la pièce intermaxillaire. Mais elle peut quelquefois se modifier beaucoup. Chez les Coléoptères Carnassiers en effet (Carabes, Dytiques, etc.) elle se transforme en une tige multiarticulée, analogue à un palpe, de sorte que ces insectes paraissent avoir six palpes, deux labiaux, quatre maxillaires.

Les vrais palpes (*pm*), formés de six articles ou plus, s'articulent par une pièce basilaire, le *palpigère* (*pg*), sur le côté du maxillaire.

La *mandibule* (fig. 203 C) est bien plus massive ; les différentes parties qui la constituent sont intimement unies entre elles, et leur ligne de soudure n'est indiquée que par de légers sillons. D'ailleurs toutes les pièces de la mâchoire s'y retrouvent, sauf la sous-galea et le palpe, qui font complètement défaut.

Les deux *lèvres* sont chacune formées par la fusion de deux appendices homologues à ceux que nous venons d'étudier. C'est chez les Orthoptères que le type est le plus net. La lèvre inférieure (fig. 203 E) est le résultat de la soudure des secondes mâchoires. Une pièce impaire, le *submentum*, appartenant au squelette de l'anneau buccal, en porte une autre, le *mentum*, où un examen attentif laisse reconnaître les deux pièces sous-maxillaires des appendices soudés pour former la lèvre. Au-dessus est la *languette*, ou *ligula*, formée aussi de parties symétriques soudées. C'est l'équivalent des maxillaires. La sous-galea manque ; sur la languette reposent deux paires de pièces séparées : les *paraglosses* représentant les *galea*, et, à leur partie interne, les intermaxillaires, petites pièces déchiquetées, munies de poils, parfois même de véritables dents. Enfin sur les côtés se trouvent les palpes, portés par des palpigères attachés, eux aussi, à la languette.

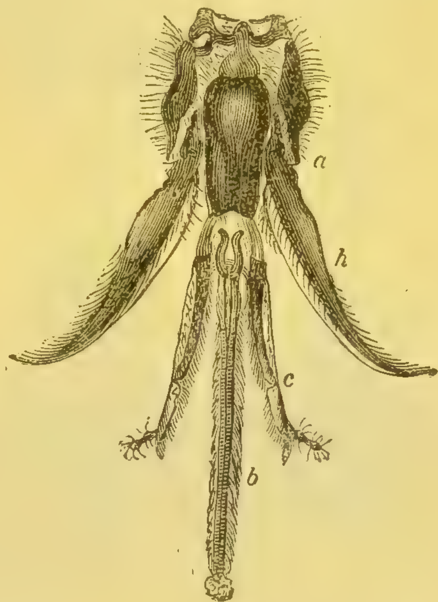


Fig. 204. — Pièces de la bouche de l'Abeille commune. — *a*, mentum ; *b*, languette ; *h*, mâchoires ; *c*, palpes labiaux.

La lèvre supérieure, ou *labre*, est beaucoup plus réduite. Elle consiste quelquefois uniquement en une petite écaille, où on ne peut voir aucune trace de structure. Ce n'est que chez quelques Orthoptères, ou à des stades peu avancés du développement, qu'on peut retrouver des indices du type général. On a alors une figure assez comparable au labium, mais sans palpes. Seulement toutes les pièces sont recouvertes par un prolongement de la pièce basilaire ou *épistome*, qu'on appelle le *palatium*.

Bouche des insectes lécheurs (Hyménoptères). — Chez les Hyménoptères, l'appareil buccal joue un double rôle : une partie est masticatrice, l'autre est différenciée de façon à lécher le pollen et les sécrétions florales (fig. 204). Le labre est une simple

écaille, où se voit quelquefois une suture médiane. Les mandibules sont deux lames recourbées, épaisses, dentées à leur face interne. Cette première partie ne diffère pas de ce que nous avons vu chez les Insectes broyeurs. Il n'en est pas de même de celle qui nous reste à décrire. Les mâchoires s'allongent d'une façon considérable, et constituent deux lames grêles, barbelées intérieurement, munies de dents ou de soies et portant deux petits palpes, en général de six articles.

La lèvre inférieure est encore plus modifiée (fig. 204) ; elle est aussi extrêmement allongée, mais on y reconnaît bien toutes les parties typiques. Elle est formée d'une tige médiane, où se retrouvent le mentum, la languette et les intermaxillaires soudés ; et sur

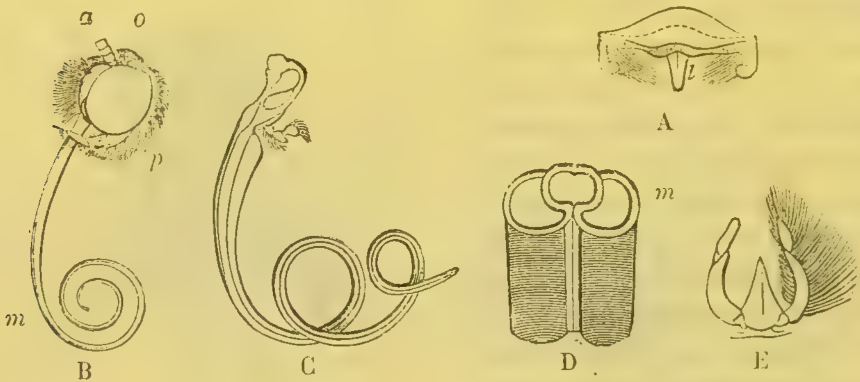


Fig. 205. — Pièces de la bouche des Lépidoptères. — A, épistome, labre et mandibules atrophiées de *Deilephila celerio*. — B, tête de *Zygæna Scabiosæ*, vue de profil avec la trompe déroulée ; *o*, œil ; *o'*, ocelle ; *a*, antenne ; *p*, palpes labiaux ; *m*, mâchoires accolées formant la trompe. — C, mâchoire du même insecte isolée, montrant le palpe. — D, coupe de la trompe de *Deilephila celerio*, vue en dessous, montrant l'accolement des deux mâchoires *m*, et le canal commun. — E, lèvre inférieure du même, avec les palpes, dont l'un est dénudé.

cette tige viennent s'articuler deux paires de pièces, dont il est facile de déterminer les homologies. Les unes, en effet, représentent les palpes, qui s'articulent par un petit palpigère avec la languette, et se composent en général de quatre articles, les premiers très long ; les autres pièces sont elles-mêmes multiarticulées, mais plus petits ; ce sont les *paraglosses*, qui représentent les galea, venant s'articuler plus près du bout de la langue ; elles manquent d'ailleurs souvent.

Bouche des Insectes suceurs. — Cet appareil peut se modifier chez les Insectes suceurs de deux manières. Tantôt, en effet, l'animal se contente d'absorber les sucs qu'il aspire au moyen d'une trompe. C'est le cas des Lépidoptères. Tantôt, au contraire, l'animal, pour puiser les sucs dont il se nourrit, est obligé de déchirer les tissus animaux ou végétaux qui les renferment. La

trompe est alors accompagnée de lames perforantes. C'est ce qui se passe chez les Hémiptères.

Quant aux Diptères, ils peuvent présenter l'un ou l'autre de ces deux types.

1° LÉPIDOPTÈRES. — La trompe des *Lépidoptères* (fig. 205) est uniquement formée par les mâchoires. Les autres pièces restent à l'état rudimentaire, et sont représentées par de petites écailles quelquefois difficiles à voir. Les palpes labiaux seuls sont bien représentés par de petits appendices velus, triarticulés, situés de part et d'autre de la trompe, et qu'on appelle *barbillons*. La trompe elle-même est formée par l'accolement de deux pièces creusées en gouttières représentant les mâchoires. Cette trompe, à l'état de repos, s'enroule en spirale et vient se cacher entre les deux barbillons. A sa base, se voient deux petits appendices, très peu développés, qui sont les palpes maxillaires. En général, la trompe est nue; mais souvent aussi elle est recouverte d'épines, qui déchirent les nectaires. Chez les *Ophidères*, la trompe se transforme même en un rostre puissant qui sert à l'animal à percer la peau des oranges pour aspirer leur jus, dont il se nourrit.

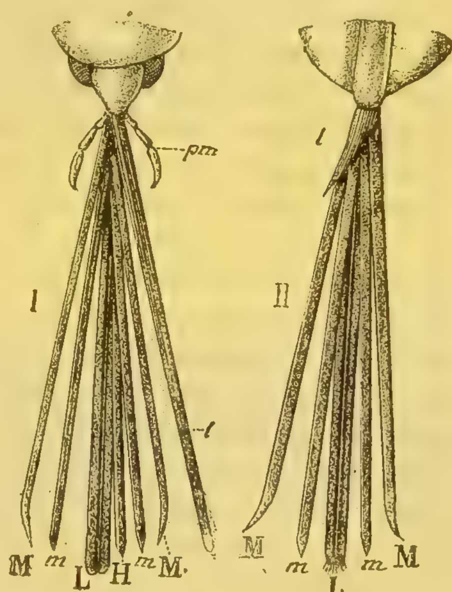


Fig. 206. — Pièces de la bouche des Insectes suceurs : I, DIPTÈRES (*Culex*). — II, HÉMIPTÈRES (*Pyrrhocoris*). — *l*, labre; M, mandibules; *m*, mâchoires; *pm*, palpes maxillaires; L, labium; H, hypopharynx.

2° HÉMIPTÈRES. — La disposition est tout autre chez les Insectes piqueurs (fig. 206). Là, en effet, la trompe qui aspire les sucs nourriciers est formée par les deux lèvres qui s'organisent en un tube à l'intérieur duquel peuvent se mouvoir des stylets perforants représentant les autres pièces de la bouche. Mais ce type est lui-même soumis à des variations de détail. Chez les *Hémiptères*, le *rostre* ou *suçoir* est formé de quatre articles. L'article basilaire est nettement composé de trois segments : l'un médian, supérieur, représente le labre tout entier, réduit à une petite écaille triangulaire (*l*); les deux parties latérales complétant le tube appartiennent au contraire au labium. Quant aux trois segments terminaux du rostre, ils sont formés par les palpes labiaux (L), qui se

sont creusés en gouttière et soudés sur la ligne médiane. A l'intérieur de cette trompe se trouvent quatre stylets, représentant les mâchoires et les mandibules, tout à fait dépourvues de palpes.

3° DIPTÈRES. — La structure de l'appareil buccal des *Diptères* appartient au même type. Mais il existe dans ce groupe une variabilité très grande, et en même temps des modifications plus profondes qui rendent parfois difficile l'homologation des diverses pièces.

Les Diptères ont en effet un genre de vie très variable, et l'organisation des pièces buccales, si étroitement liées aux mœurs de l'animal, devait, on le comprend, ressentir le contre-coup de cette variabilité.

Quelques-uns seulement piquent les tissus vivants, pour en extraire les sucs. D'autres se contentent de sucer les matières liquides qui sont à leur portée. De là deux types différents ayant de commun la présence d'un tube aspiratoire, d'une *trompe*, formée cons tamment pour tout ou partie du labre et du *labium*.

Dans le cas des Diptères suceurs, la Mouche par exemple, cette trompe forme la presque totalité de l'appareil buccal. Les palpes labiaux se transforment à son extrémité, et produisent un bourrelet en fer à cheval, qui s'applique à la surface du liquide et forme une ventouse. Les mandibules et les mâchoires sont très réduites, et se soudent au tube même de la trompe. Les palpes maxillaires seuls restent bien développés et se montrent extérieurement à droite et à gauche sur les côtés du tube aspirateur.

Ces diverses parties sont moins modifiées chez les Diptères piqueurs. A l'intérieur de la trompe, toujours formée par les deux lèvres, se meuvent deux, quatre ou six stylets aigus et raides, destinés à piquer les tissus. Ils sont formés par les mâchoires, auxquelles viennent se joindre les mandibules, et parfois aussi deux autres stylets impairs, qui résultent du développement de deux pièces chitineuses, déjà présentes, mais rudimentaires chez les Broyeurs : l'*épipharynx*, dépendant du labre, et l'*hypopharynx*, dépendant du labium (fig. 206 A).

D'ailleurs, la variation la plus grande existe dans la structure de ces appareils buccaux, et il nous est impossible d'en étudier les détails sur lesquels il règne encore beaucoup d'incertitudes.

RÉSUMÉ. — Nous croyons utile de résumer les résultats un peu complexes de cette étude morphologique des appendices des Arthropodes, au point de vue de leur homologie respective, dans le tableau suivant.

CRUSTACÉS.	ARACHNIDES.	MYRIAPODES.	INSECTES.
1. 1re ant. (1).	Chélicère.	Antenne.	Antenne.
2. 2e antenne.	»	Labre.	Labre.
3. Mandibule.	Palpe maxillaire (pince) des Scorpions et des Pédipalpes; fausse patte des Galéodes).	Mandibule.	Mandibule.
4. 1re mâchoire.	1re paire de pattes (pattes flagelliformes des Pédipalpes).	Mâchoire. (Chez les Chilognathes les 2 mâchoires sont soudées en une plaque 4-lobée.	Mâchoire.
5. 2e mâchoire (nulle chez les Cladocères).	2e paire de pattes.	Patte-mâchoire (Chilopodes). (Chilognathes).	Labium.
6. 1re patte thoracique (Phyllopodes, Schizopodes, Nébalies); 1er maxillipède des Podophthalmes.	3e Id.	Patte vénéneuse (Chilopodes). 2 paires de pattes (Chilognathes) (2).	1re patte (prothorax).
7. 1re patte des Edriophthalmes; 2e maxillipède des Podophthalmes.	4e Id. 5e et dernier maxillipède des Limules.	1re paire de pattes (Chilopodes). 2 paires de pattes (Chilognathes). (orific. génitaux).	2e patte (mésothorax).
8. 3e maxillipède des Podophthalmes; dernier somite des Ostracodes.	Opercule génital du Scorpion et de la Limule. Une patte dans l'embryon du Scorpion.	1 paire de pattes (Chilopodes). 2 paires de pattes (Chilognathes).	3e patte (métathorax).
9. 1re patte (pince) des Décapodes; 4e maxillipède des Squilles.	Peigne du Scorpion.	Id.	1er somite abdominal).
10. 2e patte des Décapodes; 5e maxillipède des Squilles.	1er somite pulmonifère du Scorpion.	Id.	2e Id. (1 paire d'appendices cylindriques sur le Machilis; même chose sur les 8 anneaux suivants).

(1) L'homologie des appendices figurant sur la première ligne suppose que les antennes de la première paire des Crustacés sont des appendices préoraux, et sont par suite, comme le veut Claus, comparables aux antennes des Insectes. D'après Ray Lankester, les antennes des Crustacés et les chélicères des Arachnides sont des appendices post-oraux, et il faudrait poser les homologies suivantes : 1re antenne des Crustacés = chélicère des Arachnides = labre des Myriapodes et des Insectes.

(2) Dans quelques Chilognathes (*Julus*) les trois premiers segments qui suivent les segments buccaux n'ont qu'une paire de pattes.

CRUSTACÉS.	ARACHNIDES.	MYRIAPODES.	INSECTES.
11. 3e patte des Décapodes; 1re patte des Squilles.	2e somite pulmonifère du Scorpion.	Organes copulat.	3e somite abdominal.
12. 4e Id. 2e Id.	3e Id.	2 paires de pattes (Chilognathes). 1 paire (Chilopodes).	4e Id. Id.
13. 5e patte des Décapodes et 3e patte des Squilles.	4e Id.	»	5e d.
14. 1er somite abdominal des Décapodes, avec fausse patte. Dernier somite des Daphnies.	Somite sans poumon.	»	6e Id.
15. 2e Id. Dernier somite des Copépodes typiques.	1er somite caudal du Scorpion.	»	7e Id.
16. 3e Id.	2e Id. Telson des Limules, avec l'anus.	»	8e Id. 1er appendice génital ♀, ouverture génitale ♀ (somite anal de qq. Diptères).
17. 4e Id.	3e Id.	Dernier somite des Lithobius et Scutigera.	9e Id. Somite anal de qq. Diptères.
18. 5e Id.	4e Id.	»	10e Id. Somite anal des Thysanoures, Coléoptères, Lépidoptères.
19. 6e Id.	5e somite portant l'anus.	»	11e Id. Somite anal des autres Insectes.
20. Telson. 7e Id. Nébalies.	Telson du Scorpion.	»	»
21. Telson des Nébalies. Dans l'Apus, il peut y avoir plus de 40 somites.	Filament caudal des Télyphones.	Le nombre total des somites est très grand dans quelques Julidés, il dépasse 200 dans les Géophilidés.	»

Ailes. — Outre les pattes ambulatoires, l'immense majorité des Insectes possède, sur la face dorsale du méso- et du métathorax, des organes adaptés au vol, les *ailes* (1). Ils sont formés par un repli de chitine extrêmement mince, formé réellement de deux membranes, primitivement distinctes, mais plus tard accolées intimement l'une à l'autre.

L'aile est soutenue dans toute son étendue par des *nervures*, dont les principales ont leur origine à la base même de l'aile. Elles se ramifient de façon à donner des nervures secondaires qui s'anastomosent les unes aux autres. Les dessins qu'elles forment sont, dans chaque espèce, d'une extrême constance, et constituent les meilleurs caractères que l'on puisse choisir pour la classification et la définition des divers types. On appelle *cellules* les espaces membraneux compris entre les nervures. Suivant que celles-ci sont étroites et nombreuses, ou larges, on dit que l'aile est *réticulée* ou *aréolée*. Toutes ces parties de l'aile ont reçu des noms, assez généralement empruntés au squelette de l'homme. Mais ces noms varient beaucoup avec les divers groupes, et nous ne pouvons les donner ici, non plus que les variations de la nervation des ailes.

Chaque nervure est formée par un épaississement des deux membranes, et au moins les plus grosses contiennent à leur intérieur des trachées, des nerfs et des dépendances de la cavité générale, où le sang peut circuler.

Les ailes ne manquent typiquement que chez les *Thysanoures* et les *Collemboles*. Ces animaux, qu'on désigne, pour cette raison, sous le nom d'*Aptérygogènes*, ne semblent pas avoir jamais été pourvus d'ailes, ni descendre d'ancêtres ailés. Tous les autres groupes ont morphologiquement des ailes, et, s'ils contiennent des êtres dépourvus de ces organes, comme les *Mallophages* (*Psoques*), les *Aptères* (Poux) et les *Aphaniptères* (Puces), c'est que ces derniers les ont perdus par dégénérescence.

Les quatre ailes peuvent être à peu près semblables, toutes les quatre étendues complètement au repos (Lépidoptères diurnes, Homoptères, Pseudo-névroptères). Mais d'autres fois, les ailes postérieures, parfois même les deux paires sont repliées longitudinalement (Orthoptères) ou transversalement (Coléoptères). Les ailes sont généralement indépendantes l'une de l'autre. Cependant elles peuvent affecter des rapports. L'aile postérieure des *Papillons nocturnes* présente à sa partie antérieure une soie raide, le *frein*, qui s'engage dans une sorte d'anneau de l'aile antérieure,

(1) Adolph. *Die Insektenflügel*, Nova Acta Leop. Carol. Acad., t. XL, 1880.

et entraîne pour les deux ailes une absolue synergie de mouvements. De même, chez les *Hyménoptères*, l'aile postérieure porte sur son bord antérieur une rangée de crochets qui la rend dépendante de l'aile antérieure.

L'aile antérieure peut devenir coriace en entier (*Coléoptères*) ou seulement par sa base (*Hémiptères*). Elle porte alors le nom d'*élytre*, cesse de servir au vol, et ne sert plus qu'à recouvrir l'aile postérieure, seule locomotrice.

Enfin, chez les *Diptères*, les ailes postérieures disparaissent et sont remplacées par deux petits boutons pédonculés, les *balanciers;* ce sont les organes spécialement chargés de l'équilibre du corps et de la direction du vol (1). Ils présentent à leur base un ganglion, d'où partent de nombreuses fibres qui vont se terminer dans le bouton. C'est l'organe périphérique du sens de l'espace; Leydig y localise également l'audition.

On a fait beaucoup d'hypothèses sur l'homologie des ailes des Insectes. Le seul résultat bien net qui soit acquis à la science, c'est que ce sont des organes apparus secondairement et non pas des organes primitifs. Il suffit de rappeler que les *Thysanoures*, les plus inférieurs des Insectes, en sont dépourvus. On a voulu les faire dériver des branchies trachéennes que présentent plusieurs larves aquatiques, notamment les larves d'Éphémère. Au point de vue anatomique, cette assimilation est en effet soutenable, la structure étant à peu près la même. Mais il semble bien difficile d'admettre que tous les Insectes descendent d'animaux aquatiques, surtout si on se souvient que les premiers Trachéates sont certainement terrestres. Ce serait là une origine bien compliquée. Il est d'ailleurs à remarquer que l'apparition des ailes s'est faite très anciennement, si l'on en croit la Paléontologie, qui nous montre, dans les couches siluriennes, divers Orthoptères pourvus d'ailes déjà complètement différenciées.

Quoi qu'il en soit, les ailes paraissent avoir été primitivement réparties sur les trois anneaux du thorax; et on a pu trouver sur une larve de Termite, le *Calotarsus rugosus*, les rudiments des trois paires apparaissant successivement sur les trois segments du thorax; la paire prothoracique disparaît dans la suite du développement.

§ 4. — *Système musculaire.*

La locomotion chez les Arthropodes s'effectue par des muscles à fibres striées, présentant une disposition variable, mais sur

(1) Bolles Lee. *R. zool. suisse*, t. II, 1885.

laquelle on peut donner quelques lois générales intéressantes.

Tout d'abord on ne doit pas s'attendre à trouver dans ce groupe une couche musculo-tégumentaire continue, au-dessous de l'exoderme, comme nous en trouverons une chez les Vers et les Mollusques, et d'une manière générale chez tous les Invertébrés à téguments mous. Le développement de la chitine rendrait impossible le fonctionnement d'une pareille couche.

L'appareil de la locomotion se compose : 1° d'organes passifs, de pièces chitineuses articulées et mobiles les unes par rapport aux autres ; 2° de faisceaux musculaires différenciés, rattachant l'un à l'autre les divers articles du squelette, et assurant leur mouvement. On peut donc comparer la locomotion des Arthropodes à celle des Vertébrés, avec cette différence essentielle que le squelette des Vertébrés est formé d'un ensemble de tiges ou baguettes solides, articulées l'une à l'autre, et à la surface externe desquelles s'attachent les muscles, tandis qu'au contraire, chez les Arthropodes, le squelette est externe, et formé, aussi bien pour le corps proprement dit que pour les appendices, de tubes creux, placés bout à bout. C'est donc à leur surface interne que les muscles viennent s'insérer.

Les segments sont réunis l'un à l'autre par une articulation ; en ce point la chitine est rendue molle et flexible sur les deux faces opposées de la zone articulaire. Dans les divers mouvements qui peuvent se produire, cette lamelle de chitine molle se tend et se plisse alternativement dans la région convexe et dans la région concave. Dans la règle, chaque segment peut de la sorte effectuer, par rapport au segment qui le précède, deux mouvements dans un même plan : un mouvement de flexion, un mouvement d'extension. Ils s'effectuent en général autour de deux points fixes, les points d'articulations, situés aux deux extrémités d'une ligne perpendiculaire au plan du mouvement, et au niveau desquels les parties dures des deux anneaux arrivent au contact l'une de l'autre.

Dans les appendices, qui doivent effectuer des mouvements dans tous les sens, ce résultat est atteint par la disposition des articulations successives : les lignes autour desquelles s'effectuent les mouvements, au lieu d'être parallèles entre elles, sont sensiblement à angle droit dans deux articulations successives.

Typiquement les muscles qui produisent les mouvements vont d'un anneau à l'anneau suivant. Pour chaque anneau, ils se divisent en deux groupes : les *muscles fléchisseurs* et les *muscles extenseurs*. Les premiers se trouvent dans la région concave pendant la flexion, les autres dans la région convexe. Ils exis-

tent seuls par exemple chez les Édriophthalmes et dans l'abdomen des Crabes. Mais dans les Macroures, où l'abdomen est un organe essentiel de la locomotion, outre les muscles dont nous venons de parler, il en existe d'autres très puissants, et formant deux paires de larges rubans longitudinaux, l'une ventrale, pour la flexion d'ensemble de l'abdomen, l'autre dorsale, pour son extension. Chacune de ces masses s'insère, en avant, sur le squelette du céphalothorax: en arrière, elle se divise en faisceaux, dont chacun s'attache à un anneau abdominal.

Pour assurer l'insertion de cette énorme masse musculaire, il se développe dans le céphalothorax un système de plaques chitineuses, ou *apodèmes*, extrêmement compliqué chez les types supérieurs. Ces apodèmes sont produites par des replis calcifiés, formés par une duplicature de la lame de jonction des anneaux primitifs du thorax. Elles partent à la fois de la région ventrale et des flancs et s'unissent les unes aux autres d'une façon très variable, mais en général fort complexe. C'est sur ces lamelles que viennent s'insérer les muscles. Elles constituent de plus à la région ventrale une série de voûtes au-dessous desquelles passe la chaîne nerveuse. Un développement analogue se voit également dans le thorax des Insectes. Il sert d'attaches aux muscles moteurs des pattes, et s'étend sur la ligne médiane dans tout le thorax (*entothorax*), formant nne sorte d'arche au-dessus de la chaîne nerveuse.

§ 5. — *Appareil digestif.*

L'appareil digestif des Arthropodes est toujours ouvert à ses deux extrémités. Mais il présente des formes tellement variables, qu'il est impossible d'en donner une description générale, et il nous faut entrer tout de suite dans l'étude des modifications qu'il présente dans les différents ordres. Rappelons néanmoins qu'il s'étend presque toujours en droite ligne d'une extrémité à l'autre du corps, et qu'on peut le diviser plus ou moins nettement en deux parties : les deux extrêmes, revêtues de chitine, sont d'origine exodermique; elles forment l'intestin antérieur et l'intestin postérieur; la partie moyenne non chitinisée tire son origine de l'archenteron.

Tube digestif des crustacés. — La bouche des *Crustacés* (1) est toujours placée sur la face ventrale du corps, souvent même

(1) L'appareil digestif manque, à l'état adulte, dans le groupe de Cirripèdes connu sous le nom de *Rhizocéphales*, où l'animal est attaché à son hôte par des filaments ramifiés qui pénètrent entre les viscères. — Il est rudimentaire dans le *Proteolepas* et quelques Cirripèdes mâles.

assez loin de la partie antérieure, de sorte que le commencement du tube digestif est presque toujours dirigé d'arrière en avant. Cette première partie, qu'on désigne sous le nom d'*œsophage*, est, chez les Entomostracés, un simple tube, à parois musculeuses, et ne présentant pas de particularités notables. Mais chez les Crustacés supérieurs, l'œsophage proprement dit est très court, et aboutit à une vaste dilatation, faisant toujours partie de l'intestin antérieur, qu'on appelle l'*estomac masticateur*. Cette poche est surtout développée chez les *Décapodes*, où ses parois sont armées de pièces chitineuses très dures et mobiles, qui sont chargées de triturer les aliments contenus dans la cavité (fig. 207).

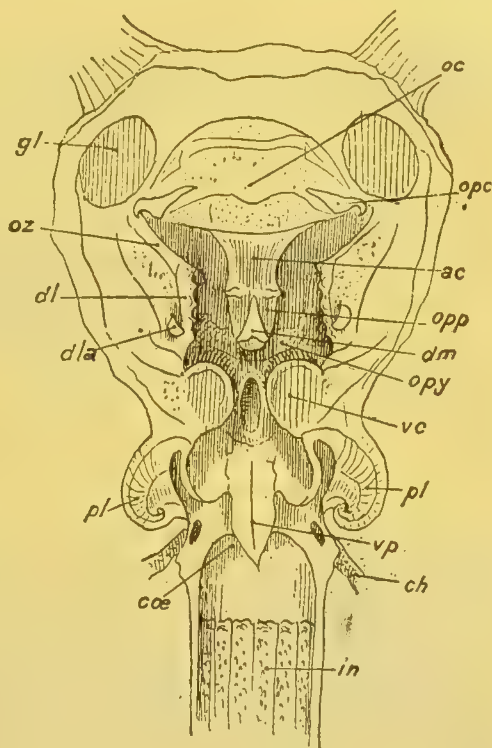


Fig. 207. — Estomac de l'Écrevisse, ouvert sur sa face dorsale. — Sur la ligne médiane : *oc*, ossicule cardiaque; *ac*, apophyse urocardiaque ; *opp*, ossicule prépylorique ; *dm*, dent médiane ; — latéralement : *opc*, ossicule ptéro-cardiaque ; *oz*, ossicule zygocardiaque ; *dl*, dents latérales ; *dla*, dents latérales accessoires ; *gl*, point d'insertion des gastrolithes ; *vc*, valvule séparant la partie cardiaque de la partie pylorique ; *vp*, valvule pylorique ; *pl*, prolongements latéraux de la portion pylorique ; *cœ*, cœcum ; *in*, intestin ; *ch*, canaux hépatiques (Girod).

La disposition de ces pièces chitineuses, d'ailleurs très compliquée, est toujours une modification du même plan; mais nous n'entrerons pas dans le détail de sa structure, dont la figure 207 donne une idée approchée. Ces pièces portent trois dents, deux latérales (*dl*) et une médiane (*dm*), qu'elles entraînent dans leurs mouvements et qui sont les agents essentiels de la mastication stomacale. Elles constituent en effet une pince à trois branches, entre lesquelles doivent passer les aliments, et qui sont mises en mouvement par des muscles puissants attachés à la paroi du corps.

Dans les parois de l'estomac masticateur se développent deux masses calcaires, connues sous le nom de *gastrolithes* ou *yeux d'écrevisse* (*gl*). Ce sont des masses discoïdes, convexes d'un

côté, un peu concaves de l'autre. Au moment de la mue, elles tombent dans la cavité de l'estomac, y sont réduites en émulsion, et absorbées au bout de quelques jours. C'est aux dépens de leur substance que se fait la calcification du tégument; elles sont composées comme lui de phosphate et de carbonate de chaux.

L'estomac masticateur communique par sa partie postérieure avec une autre poche dépendant de l'intestin moyen, et où se déversent les conduits des glandes digestives. Cette poche est l'*estomac* proprement dit. Il s'est développé aux dépens de l'archenteron primitif. Ses parois sont dépourvues de chitine. Entre les deux estomacs se trouve une valvule (*vc*) naissant de la partie inférieure et destinée, d'une part à arrêter les aliments pour les soumettre plus longtemps à l'action triturante des dents stomacales, d'autre part à empêcher le reflux de ceux-ci lorsqu'ils ont pénétré dans la poche digestive.

Cette disposition est beaucoup moins compliquée chez les Stomatopodes et chez les Édriophthalmes.

Chez ces derniers les pièces chitineuses et les dents qu'elles portent, quoique moins développées, existent encore. Mais chez les premiers, les dents disparaissent complètement, et la trituration s'accomplit grâce à des apophyses dures que les mandibules envoient à l'intérieur de l'estomac.

L'*intestin moyen*, celui où s'effectue la véritable digestion, commence dans le voisinage des orifices par où débouchent les *glandes hépatiques*. Tantôt il est dilaté en une poche plus ou moins vaste, tantôt au contraire c'est un tube simple qui ne diffère que par ses dimensions des autres parties du tube digestif. Très fréquemment, l'intestin antérieur fait saillie dans cette seconde partie, ou en est séparé par des valvules, comme nous l'avons déjà vu chez les Décapodes.

La limite antérieure de l'intestin moyen est donc nettement fixée; mais il n'en est pas de même de sa limite postérieure. Très souvent en effet il se continue sans interruption avec l'intestin terminal, qui d'ailleurs n'est qu'un simple conduit tubulaire ne présentant aucune particularité remarquable. L'anus peut être dorsal (*Copépodes*) ou ventral (*Décapodes*).

TUBE DIGESTIF DES MYRIAPODES ET DES ARACHNIDES. — Le tube digestif des MYRIAPODES n'est pas plus compliqué; il s'étend toujours en droite ligne dans toute l'étendue du corps, et sa partie moyenne seule (*estomac*), la plus longue de beaucoup d'ailleurs, présente un calibre plus grand que les deux parties terminales.

Chez les ARACHNIDES (1) la différenciation est poussée beaucoup plus loin (fig. 208). L'œsophage est court, et muni chez les Araignées d'un jabot latéral, mû par des muscles qui vont s'attacher aux parois du corps, et destiné à effectuer l'aspiration des liquides. Cet œsophage conduit dans une poche située dans le thorax, et qui présente latéralement des cœcums rayonnant autour d'elle. Ces cœcums, qui ne manquent que chez les Phrynes et les Scorpions, sont en général très développés. Ils pénètrent dans les pattes chez les *Galéodes*, et, chez les *Pycnogonides*, ils arrivent même jusqu'à l'extrémité des appendices (fig. 209).

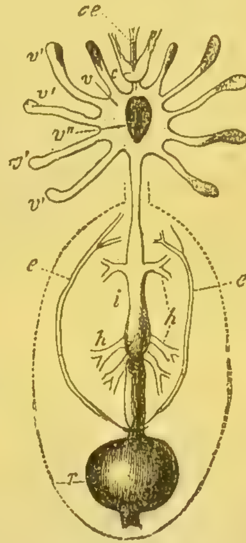


Fig. 208. — Appareil digestif de la *Mygale*. — œ, œsophage ; c, ganglion œsophagien supérieur ; v, estomac ; v', prolongements latéraux ; v'', prolongement dorsal ; i, intestin moyen ; r, ampoule rectale ; h, h, ouvertures du foie dans l'intestin ; e, canaux urinaires (tubes de Malpighi) (DUGÈS).

Leur nombre est assez variable. Il y en a cinq paires chez les *Araignées*, mais il y en a plus de trente chez les *Opilionides*, où ils peuvent même présenter des ramifications.

L'intestin moyen se continue après l'estomac par un tube étroit, qui aboutit enfin dans un large rectum, le plus souvent très court et réduit à l'état d'ampoule.

TUBE DIGESTIF DES INSECTES. — Bien autrement complexe est le tube digestif des *Insectes* (fig. 210). Non seulement il s'accroît en longueur, mais ses diverses parties se différencient de façon à masquer les limites qui séparaient les trois parties de l'intestin. Toutefois l'intestin moyen est toujours reconnaissable aux glandes digestives qu'il reçoit, et sa limite postérieure est nettement définie par le point où débouchent des glandes spéciales, en forme de longs tubes, que nous étudierons bientôt sous le nom de *tubes de Malpighi;* ces glandes existent en effet aussi chez les Arachnides et les Myriapodes où le rectum est nettement défini ; elles débouchent au commencement de celui-ci, et nous ne faisons dès lors qu'étendre aux Insectes les rapports de connexion que nous ont indiqués les deux autres groupes.

La longueur de l'intestin est très fréquemment en rapport avec le genre de vie de l'animal. Court chez les Insectes carnivores,

(1) BERTKAU. A. M. A., t. XXIV, 1885.

il prend des proportions énormes chez les herbivores. C'est là une règle que nous retrouverons souvent dans la série animale. Mais c'est seulement sur la partie postérieure que se manifeste cet allongement; l'œsophage garde toujours sa direction longitudinale. Le genre de vie influe encore d'une façon non moins vive sur le degré de complication du tube digestif. Celui-ci est en effet extrêmement simple chez les animaux qui vivent de sucs;

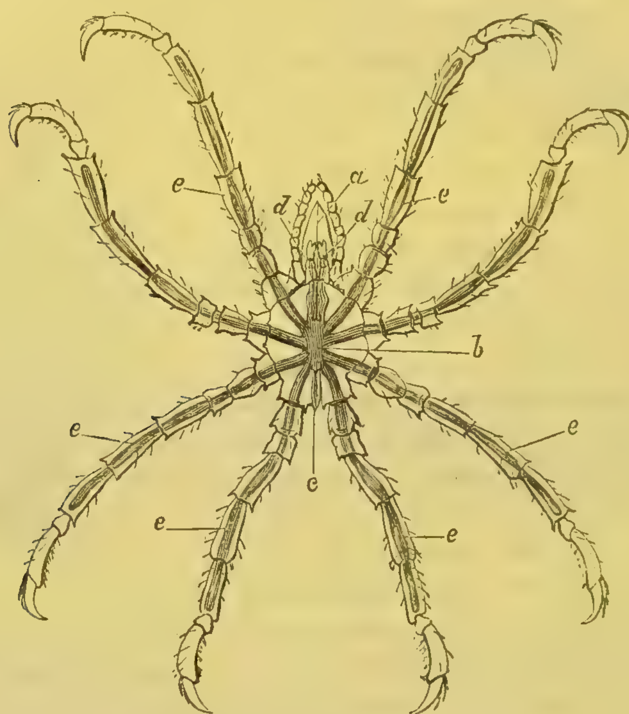


Fig. 209. — Organisation des Pycnogonides (*Amothoa pycnogonoïdes*). — *a*, chélicères; *d*, palpes maxillaires et labiaux; *b*, estomac et ses diverticules en cœcums, *e*, dans les appendices; *c*, rectum.

il se complique d'une façon énorme chez ceux qui prennent des aliments solides.

La bouche est toujours disposée en avant de la tête, et l'anus occupe constamment le dernier somite abdominal.

Souvent l'œsophage s'élargit à sa partie postérieure en un jabot renflé, sorte de panse ou de réservoir où s'amassent provisoirement les aliments ingérés (fig. 210 A, *j*). Chez les Guêpes et les Abeilles, ce jabot n'est pas disposé suivant l'axe de l'œsophage, mais sur les côtés de celui-ci. Cette disposition s'accentue chez les *Diptères* et chez les *Lépidoptères* (fig. 210 *bis*, *j*), où le jabot est tout à fait distinct de l'œsophage, et communique avec lui

par un long canal, aboutissant, chez les Diptères, près de la bouche, chez les Papillons, dans la partie voisine de l'estomac. On lui a donné quelquefois le nom d'*estomac suceur*, en lui assignant un rôle dans l'absorption des liquides, mais ce rôle n'a jamais été bien démontré.

L'estomac peut à son tour se diviser en deux parties : la première, le *proventricule* (fig. 210, *g*), fortement musculeuse, épaisse, sphérique, est armée de pièces chitineuses, dures, disposées en séries longitudinales. Elles ne servent en rien, comme on l'a cru longtemps, à la trituration, car les matières qui ont traversé le proventricule se retrouvent, après leur passage dans cette cavité, avec les mêmes dimensions. C'est un simple *filtre* destiné à retenir les parcelles trop grosses. L'autre partie (*e*) est beaucoup plus longue, et constitue parfois la plus grande portion du tube digestif. Ses parois sont minces, et c'est dans sa cavité qu'aboutissent les glandes gastriques destinées à compléter la digestion des aliments et dont la structure, comme nous le verrons bientôt, varie beaucoup. Le reste de l'intestin moyen est un tube plus ou moins long, plus ou moins contourné, se continuant par le rectum, lequel débouche à l'anus, après s'être renflé en une large *ampoule rectale*.

Cette disposition, la plus compliquée, se rencontre notamment chez les *Coléoptères carnassiers* et chez les *Orthoptères*. Mais en général la complication est moins grande, par suite de la disparition des parties secondaires. D'ailleurs la variété est infinie dans les apparences sous lesquelles se présente le tube digestif des Insectes ; mais comme elles ne correspondent guère aux rapports naturels de ces êtres, elles offrent assez peu d'intérêt, et nous ne nous y arrêterons pas.

GLANDES ANNEXES DU TUBE DIGESTIF. — Au tube digestif sont annexées des *glandes* de diverses natures. Les unes servent au travail chimique de la digestion, et se déversent soit dans l'œsophage, soit dans l'intestin moyen. Les premières sont les glandes salivaires, les secondes les glandes gastriques. D'autres glandes débouchant dans le tube digestif sont purement excrétrices ; celles-là débouchent dans la partie postérieure du tube digestif.

GLANDES SALIVAIRES. — Les *glandes salivaires* ne sont bien développées que chez les Arthropodes aériens. On a bien décrit dans l'œsophage des *Crustacés* (1) des glandes, formées par des amas de cellules cubiques, déversant leurs produits par l'intermédiaire d'un canal sans paroi propre, qui traverse toute l'épaisseur des parois du tube digestif (fig. 179). Mais sont-ce là de véritables glandes salivaires, étant donné que de semblables

(1) VITZOU. A. Z. E., t. X, 1882.

organes se trouvent disséminés dans tout le trajet intestinal et même dans le rectum?

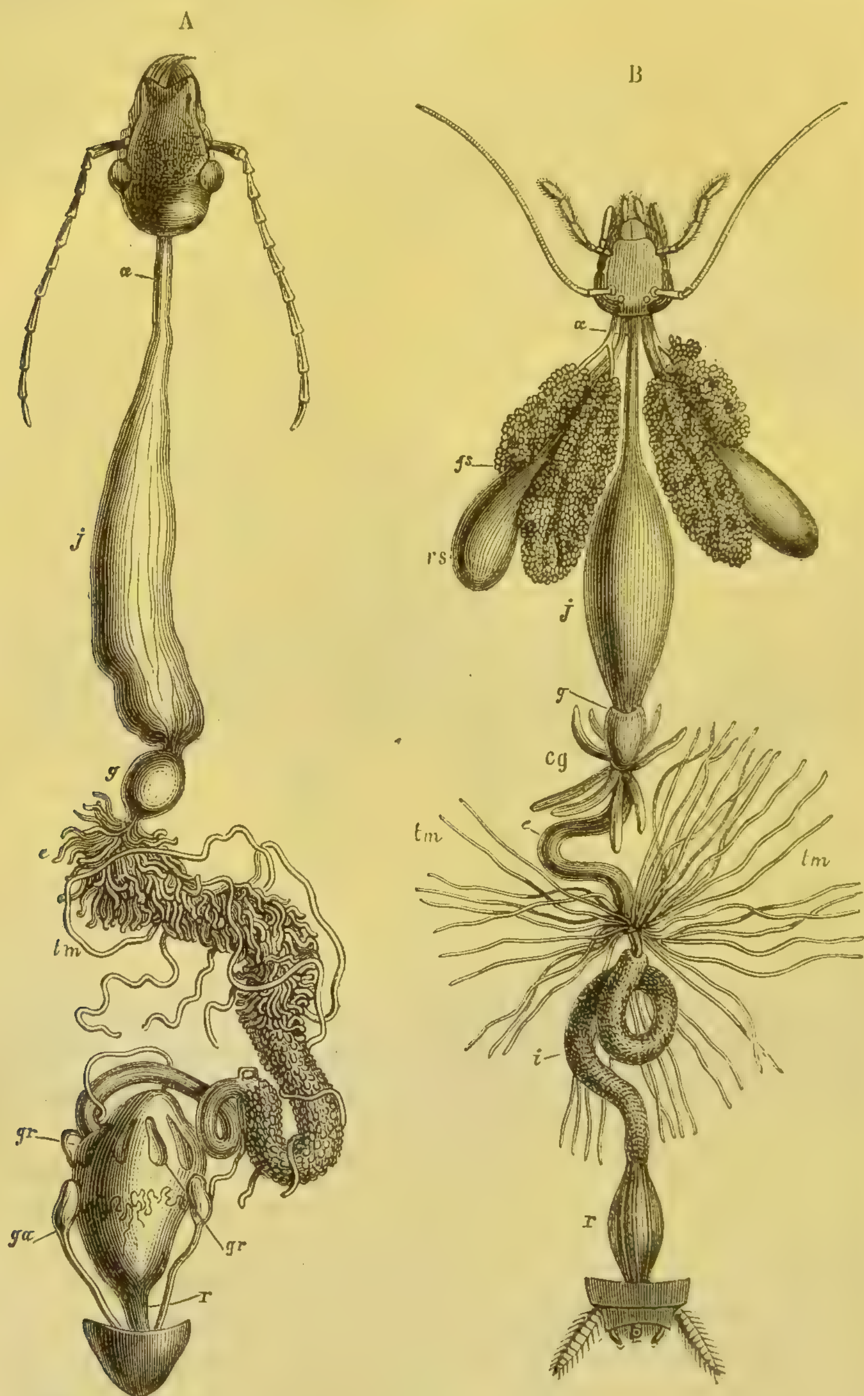


Fig. 210. — Appareils digestifs d'un Coléoptère et d'un Orthoptère. — A, *Carabus monilis* (Newport); B, *Blatta orientalis* (Léon Dufour). — *œ*, œsophage; *j*, jabot, *g*, gésier; *e*, estomac; *i*, intestin; *r*, rectum; *gs*, glandes salivaires; *rs*, réservoirs des glandes salivaires; *cg*, cœcums ou glandes gastriques; *tm*, tubes de Malpighi; *gr*, glandes rectales; *ga*, glandes anales.

Par contre, les glandes salivaires sont très répandues dans tous les autres groupes, où il en existe une ou plusieurs paires, placées dans la tête, dans le thorax, ou même s'étendant plus en arrière dans la cavité générale. Tantôt ce sont de simples tubes, plus ou moins longs et plus ou moins contournés (fig. 210 *bis*, *gs*); tantôt ces tubes se divisent de façon à donner à la glande l'aspect d'un buisson; d'autres fois enfin, dans les cas de plus haut perfectionnement, les cellules glandulaires se groupent à l'extrémité des branches, en petites sphères dont l'ensemble donne à la glande l'aspect d'une grappe de raisin (fig. 210 B, *g*); c'est alors une *glande en grappe.* Il peut même arriver que le canal excréteur se renfle en certains points ou même présente une poche appendiculaire spéciale communiquant avec lui par un canal, pour constituer de la sorte un réservoir salivaire (fig. 210 B, *rs*).

Ces différentes sortes de glandes peuvent exister chez les Myriapodes et les Arachnides, qui possèdent soit des glandes en tubes (*Julus*, *Galeodes*), soit des glandes ramifiées, soit des glandes en grappes (*Scolopendra*, *Aranéides*), soit plusieurs sortes en même temps (*Acariens*). Chez les *Aranéides*, les glandes salivaires sont transformées en glandes à venin, et leur canal excréteur débouche, non pas dans l'œsophage, mais à l'extrémité de la griffe des chélicères.

L'appareil salivaire des Insectes est aussi extrêmement variable non seulement suivant les ordres, mais même suivant les familles d'un même ordre.

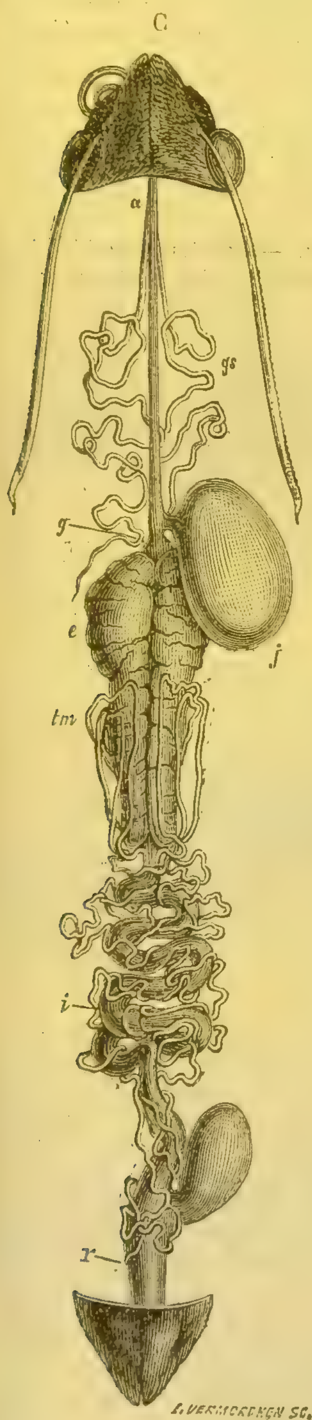


Fig. 210 *bis*. — Appareil digestif d'un Lépidoptère. — C, *Sphynx ligustri* (Newport). — œ, œsophage; *j*, jabot; *g*, gésier; *e*, estomac; *i*, intestin; *r*, rectum; *gs*, glandes salivaires; *tm*, tubes de Malpighi.

Dans certains groupes, il semble manquer complètement (*Libellules*, *Éphémères*, *Pucerons*), ou n'est représenté que par de petites glandes logées dans la paroi même de l'œsophage, sans faire saillie au dehors (beaucoup de *Coléoptères*). Mais chez les *Hyménoptères*, les *Orthoptères* et les *Hémiptères*, l'appareil peut se compliquer singulièrement et présenter plusieurs paires de glandes, souvent de structures différentes. Il en existe chez l'Abeille quatre paires et une impaire (1).

Structure histologique des glandes salivaires. — La structure histologique de ces glandes est très simple (fig. 211). Les cellules sécrétantes reposent



Fig. 211. — Fragment d'une glande salivaire de la première paire d'*Apis mellifica*; — ac_1, acinus non traité par les réactifs ; ac_2, acinus traité par KOH; ac_3, acinus d'une jeune abeille; ac_4, acinus traité par des réactifs fixateurs ; *z*, cellules glandulaires ; *p*, *tunica propria* ; *c*, canalicules excréteurs; *e*, leur point d'entrée dans les cellules; *f*, leur partie mince à l'intérieur de la cellule; *pr*, protoplasma adhérent aux canalicules; *m*, dilatations des canalicules; *ch*, couche de cellules formant l'intima ; *k*, leurs noyaux; *i*, intima ; *h*, mamelon criblé de trous par où s'ouvrent les canalicules; *S*, canal collecteur ; *r*, son contenu ; *x*, acinus unicellulaire (Schiemenz).

sur une tunique conjonctive qui forme le revêtement extérieur de la glande, et elles sont recouvertes par une lame de cuticule homogène, une *intima* qui, à mesure qu'on s'approche de l'orifice excréteur, prend tous les caractères de la couche chitineuse du tube digestif. Cette intima présente souvent dans le canal excréteur des épaississements spiralés qui font saillie dans la

(1) Schiemenz. Z. W. Z., t. XXXVIII, 1883.

lumière. Il arrive quelquefois que cette cuticule est percée de petits orifices étoilés en face de chaque cellule sécrétante. Cela devient tout à fait net dans les glandes salivaires antérieures de l'abeille. Les acini sont composés d'un petit nombre de cellules ; et à chacune d'elles aboutit un petit tube chitineux qui lui sert de canal excréteur et amène les produits excrétés dans le canal commun. Une couche continue de tissu conjonctif réunit les cellules et les tubes appartenant à un même acinus (fig. 211).

Cette structure ne se modifie d'ailleurs pas avec les adaptations secondaires de la glande ; aussi la retrouve-t-on identique, aussi bien dans les glandes vénéneuses des *Hémiptères* que dans les glandes séricigènes des *Chenilles*, qui sont des glandes salivaires modifiées.

Mais, dans ce dernier cas, les noyaux des cellules se présentent sous un aspect curieux et très particulier (fig. 212). Ils sont ramifiés, quelquefois d'une façon si abondante, que les extrémités renflées des ramifications apparaissent comme autant de noyaux ronds, isolés, remplissant complètement la cellule. Ces cellules sont énormes, au point qu'il n'en existe quelquefois que deux par follicule.



Fig. 212. — Portion grossie d'une glande séricigène d'une Tinéide, montrant plusieurs cellules à noyaux ramifiés (Robin).

Physiologie des glandes salivaires. — Exception faite de ces dernières adaptations, les glandes salivaires produisent une diastase capable de saccharifier les matières amylacées, et c'est dans le jabot que s'opère cette première modification chimique. En même temps, les aliments qui se sont amassés dans cette première poche sont soumis à l'action de liquides particuliers, sécrétés par les glandules qui tapissent les parois du jabot. Cette digestion très lente transforme les albuminoïdes en peptones et les fécules en matières sucrées.

Ces matières filtrent alors à travers l'appareil valvulaire du filtre gastrique, et se rendent à l'intestin chylifique où elles achèvent de se transformer.

Glandes gastriques des insectes. — Les glandes qui aboutissent dans l'intestin chylifique sont assez variables dans leur constitution. Étudions-les d'abord chez les Insectes. Dans les cas les plus simples, l'épithélium tout entier de l'estomac est glandulaire ; il n'y a pas de glandes différenciées. Mais le plus souvent, les cellules sécrétantes se réunissent de façon à former une multitude de petits culs-de-sac creusés dans les parois mêmes de l'estomac. Quelquefois même ces culs-de-sac grandissent, font saillie au dehors, et l'estomac est alors hérissé de villosités, pareilles aux poils d'une brosse (fig. 210 A).

Dans un troisième cas enfin, les glandes se présentent sous la forme de tubes aveugles débouchant dans la partie antérieure de l'estomac au nombre de 1 à 6 paires (fig. 210 B).

Quelle que soit leur structure, c'est sous l'influence du suc sécrété par ces glandes que s'achève le travail digestif. Ce suc n'a rien d'analogue au suc gastrique des vertébrés; il n'est jamais acide, et son action varie avec les différents groupes; tantôt il émulsionne les graisses, tantôt il saccharifie l'amidon. Les aliments digérés passent dans l'intestin proprement dit, qui est le siège d'une absorption très active; les matériaux non absorbables sont enfin rejetés dans l'intestin terminal, qui semble ne jouer d'autre rôle que celui de réservoir stercoral.

Glandes gastriques des arthropodes inférieurs. — Les annexes glandulaires des Myriapodes sont à peu près identiques à celles que nous venons de décrire chez les Insectes. Mais il n'en est plus de même chez les Crustacés. Toutes ces glandes sont en effet remplacées par un seul appareil sécréteur, dont les produits se déversent dans la partie antérieure de l'intestin moyen. Cet appareil d'ailleurs présente les degrés les plus divers de différenciation. Chez beaucoup d'*Entomostracés*, il se réduit à une couche unique de grosses cellules tapissant l'intérieur de l'estomac; mais plus souvent ces cellules se rassemblent en certains points. Il se constitue alors souvent de longs cœcums, simples dépendances de l'estomac, qui sont plus spécialement le siège de la sécrétion hépatique. Ces cœcums, en général au nombre de deux, tendent de plus en plus à s'individualiser par une ramification plus ou moins considérable et par une différenciation en deux parties, la région sécrétrice se localisant à l'extrémité des tubes aveugles, le reste ne servant plus que de conduit excréteur. Les appareils hépatiques de la plupart des Crustacés ne diffèrent que par les degrés atteints dans cette individualisation, depuis le cas de l'*Argulus* où les cœcums hépatiques ne sont que des expansions de l'estomac ramifiées en arborescence, jusqu'à celui des *Podophthalmes*, où le foie atteint son maximum de différenciation et se présente sous la forme d'une glande jaunâtre à ramifications très nombreuses.

Il y a des cas où la ramification a lieu dès la base, et il semble dès lors qu'on ait affaire à plusieurs paires de cœcums aboutissant au tube digestif. C'est le cas des *Edriophthalmes*. Mais dans d'autres groupes, il existe réellement plusieurs paires de glandes, qui, au lieu de déboucher dans l'estomac, déversent leurs produits dans la portion tubulaire de l'intestin. C'est le cas de quelques *Isopodes* (*Bopyrus*) et des *Squilles* qui présentent tout le long de l'intestin moyen une série de paires de glandes en touf-

fes, toutes semblables entre elles. L'étude histologique et physiologique de la glande gastrique a été faite d'abord par Krukenberg et Hoppe-Seyler, puis tout récemment par Stamati, chez les Macroures supérieurs (1). Deux sortes de cellules entrent dans sa constitution : 1° des *cellules hépatiques*, à protoplasma fortement coloré en jaune ; 2° des *cellules à ferments*, qui sécrètent un liquide digestif, lequel forme à leur intérieur une vacuole très nette. Le liquide jaunâtre et alcalin, que donne la glande, digère les albuminoïdes, les graisses, les substances amylacées et sucrées, en leur faisant subir des transformations analogues à celles qui se passent dans l'intestin des Mammifères. Il existe également dans la glande du glycogène, de la lécithine et de la cholestérine. Elle remplace donc simultanément *toutes les glandes annexes de l'intestin moyen de l'homme.*

Les glandes gastriques en touffes se retrouvent, parmi les ARACHNIDES, chez les *Araignées* et les *Scorpions* (2). Mais en même temps qu'elles, on trouve des cœcums stomacaux, rappelant ceux que nous avons trouvés chez les Crustacés. Ces cœcums ont d'ailleurs déjà été décrits ; ils ne fonctionnent pas, sauf chez les Phalangides, comme organes glandulaires, et sont de simples dépendances de la cavité stomacale.

APPENDICES DE L'INTESTIN TERMINAL. ORGANES D'EXCRÉTION. — Les glandes aboutissant dans l'intestin terminal ne peuvent, en raison de la brièveté de celui-ci, avoir beaucoup d'utilité dans le travail digestif. Aussi sont-elles surtout des organes d'excrétion. Elles se divisent, suivant le point où elles débouchent, en glandes *anales*, en glandes *rectales*, et en glandes *intestinales.*

Les premières sont essentiellement variables dans leur nature et leur rôle. Ce ne sont en quelque sorte que des organes accidentels, faisant très souvent défaut, et dont les variations offrent peu d'intérêt.

Il n'en est pas de même des glandes intestinales, plus connues sous le nom de *tubes de Malpighi* (3), et qui aboutissent toujours au commencement de l'intestin terminal. Ils sont peu répandus chez les Crustacés, où on ne les rencontre que chez les *Amphipodes;* dans les larves de *Copépodes*, cependant, on trouve, au point où ces organes se rencontrent d'habitude, une couche de

(1) FRENZEL. *M. S. Neapel.*, t. V, 1884. — KRUKENBERG. *Untersuch. a. d. physiol. Inst. in Heidelberg*, t. II, 1882. — STAMATI. *Bull. Soc. Zool.* t. XIII, 1888.

(2) BERTKAU. *Uber den Bau und die Funktion der sog. Leber bei den Spinnen.* A. M. A. XXIII, 1884.

(3) SCHINDLER. Z. W. Z., t. XXX, 1878. — CHOLODKOWSKY. C. R., t. XCVIII, XCIX, 1884.

cellules sécrétantes dont les produits sont nettement de nature urinaire; c'est évidemment là l'indice d'une production analogue aux tubes de Malpighi.

Chez tous les Trachéates, au contraire, ils atteignent un développement remarquable, et constituent les seuls organes d'excrétion de ces animaux.

Leur nombre est essentiellement variable, mais le plus souvent leur longueur plus ou moins grande compense les variations dans le nombre. Chez les MYRIAPODES il en existe une ou deux paires; chez les INSECTES, le nombre peut être très petit (2 à 8) ou très grand (30 à 50 et même davantage). Brauer (1) a même fondé sur ce caractère une division des Insectes en *Oligonéphriens* (Névroptères, Lépidoptères, Diptères, Coléoptères), et *Polynéphriens* (Hyménoptères, Orthoptères). Les ARACHNIDES n'en ont que deux, mais ils sont quelquefois abondamment ramifiés.

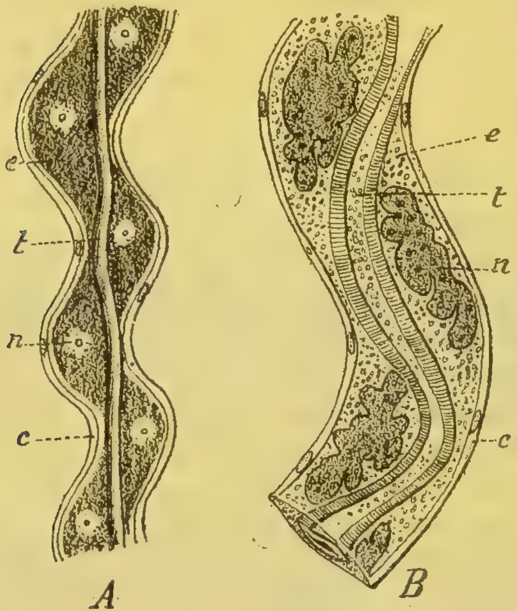


Fig. 213. — Vaisseaux de Malphigi: A, de *Coccus Hesperidum*; B, de *Phryganea grandis*. — *c*, *tunica propria* contenant en B des noyaux; *e*, cellules excrétrices et leur noyau *n*; *t*, tube excréteur (LEYDIG).

Ces tubes sont en général libres à une de leurs extrémités, mais il peut arriver que celle-ci se fixe aussi soit aux parois du tube digestif, soit à l'extrémité aveugle d'un autre tube de Malpighi. Il semble alors que ce soient des tubes en forme d'anses, dont les deux extrémités débouchent dans le tube digestif, au même niveau dans le second cas, en des points différents dans le premier. Mais ce n'est là qu'une apparence, et ils sont toujours terminés en cœcum. Quelquefois la partie inférieure se renfle en une vésicule urinaire, qui peut recevoir les sécrétions de plusieurs tubes semblables. Leur structure histologique d'ailleurs ne varie pas (fig. 213). Les éléments sécréteurs sont toujours de grosses cellules glandulaires, présentant quelquefois ces noyaux ramifiés que nous avons déjà décrits. Ces cellules reposent sur une membrane

(1) *Systematisch. Zool. Studien.* S. B. Akad. Wien., 1885.

basilaire anhiste, elle-même entourée d'une membrane conjonctive, où se ramifient des trachées, des fibres musculaires et des nerfs. Enfin une cuticule percée de trous tapisse intérieurement la couche glandulaire, et se continue avec le revêtement chitineux de l'intestin.

Le liquide sécrété est tout entier formé de produits de désassimilation. On y trouve en effet des quantités énormes d'acide urique et d'urates, de la leucine, et peut-être de l'urée et de l'acide hippurique, mais jamais de produits biliaires. Ce sont donc de véritables reins, sans aucune analogie avec un organe hépatique.

Glandes excrétrices des crustacés (1). — Chez les *Crustacés*, où les tubes de Malpighi manquent complètement, la fonction excrétrice est remplie par des organes tout à fait indépendants du tube digestif.

On peut en distinguer deux types essentiels : 1° Les glandes antennaires, enfermées dans l'article basilaire de l'antenne postérieure ; 2° les glandes du test.

Les premières se composent typiquement d'un follicule sécréteur et d'un canal excréteur. On les rencontre déjà chez beaucoup de Nauplius ; mais elles disparaissent plus tard chez la plupart des Entomostracés, et ne persistent que chez quelques-uns ; encore y sont-elles extrêmement réduites ; car le canal excréteur n'est formé que d'un petit nombre de cellules trouées, placées bout à bout, de sorte que sa lumière est *intracellulaire*.

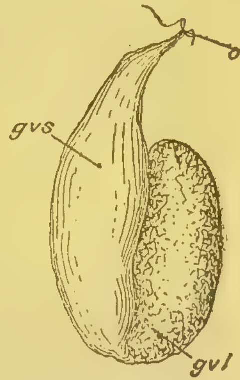


Fig. 214. — Glande verte de l'Écrevisse ; *gvl*, glande ; *gvs*, son réservoir ; *o*, son orifice.

Chez les *Malacostracés* au contraire, cet appareil prend une très grande importance. C'est lui qui est connu sous le nom de *glande verte* dans l'Écrevisse (fig. 214). La partie sécrétante se compose d'un nombre considérable de culs-de-sac, unis par une trame conjonctive, dans les mailles de laquelle circulent de vifs courants sanguins. Ils aboutissent dans un canal excréteur unique, extraordinairement long et pelotonné sur lui-même. Il est tapissé par un épithélium très net, et, à sa partie terminale, il se renfle en une véritable vessie.

De celle-ci enfin part un court canal, qui vient déboucher à l'extérieur sur la face interne d'une petite éminence conique de l'article basilaire de l'antenne.

(1) Grobben. *Die Antennendrüse*, *Arbeiten Wien.*, t. III, 1886.

Chez la plupart des *Entomostracés* existent, soit conjointement avec la glande antennaire, soit seules, les glandes de l'autre type, connues sous le nom de *glandes du test*, *glandes cémentaires* et débouchant souvent dans le voisinage des mâchoires. Ce sont aussi des organes urinaires, analogues à la glande antennaire.

Autres organes sécréteurs des Arthropodes. — Pour en finir avec les organes sécréteurs des Arthropodes, il nous reste a dire quelques mots d'un certain nombre d'appareils glandulaires spéciaux, indépendants des divers systèmes de l'organisme, et sécrétant des produits servant à l'attaque ou à la défense, ou à d'autres usages variés.

Ce sont d'abord les *glandes séricigènes* ou productrices de la soie, qu'on rencontre chez les Insectes et les Arachnides. Malgré la similitude de leurs produits, ces glandes ne sont nullement homologues dans les deux groupes. Chez les *Insectes*, ce sont les glandes salivaires qui, détournées de leur fonction primitive, ne sécrètent plus de liquide digestif, mais une substance visqueuse, qui s'étire en fil et se solidifie ensuite. C'est surtout chez les larves que se manifeste cette faculté spéciale de sécrétion. Les larves de *Phryganes* se construisent de la sorte des étuis, où elles agglutinent avec de la soie de petits coquillages, des grains de sable ou des brindilles quelconques.

C'est surtout au moment de leur dernière transformation que les larves se mettent à *filer*. Les larves de la Puce, de plusieurs *Diptères* et surtout les *chenilles* s'enferment au moment de la mue dans un cocon, formé de fils de soie, et c'est à l'intérieur de cette enveloppe protectrice que s'effectue la métamorphose. Le Ver à soie a surtout été étudié, à cause des services que rend à l'homme le fil qu'il tisse, pour construire son cocon.

Les glandes séricigènes s'étendent tout le long du corps; ce sont de simples cœcums, souvent même enroulés sur eux-mêmes. Leurs deux canaux excréteurs se réunissent en un seul, qui débouche dans la *filière*, petit orifice situé sur la lèvre inférieure. Latéralement, le canal commun reçoit le tube excréteur d'une petite glande accessoire, dont le rôle est d'unir en un seul les deux fils et de les recouvrir d'un vernis qui les rend inaltérables.

Il existe quelquefois d'autres glandes pouvant sécréter de la soie. Ces glandes sont alors liées à l'appareil ovigère; ce sont de longs cœcums aboutissant à une seule paire d'orifices, situés au bout de deux filières rétractiles placées à l'extrémité de l'abdomen.

C'est également à l'extrémité de l'abdomen que débouchent les glandes séricigènes des Araignées. Elles sont en nombre très variable (6 chez le *Pholcus*, plus de 1,000 chez l'*Epeire*) et débouchent au sommet de quatre ou six mamelons, les *filières*, en avant de l'anus. La soie provenant de ces glandes sert à la confection des toiles. Mais les pattes semblent jouer un rôle dans cette opération, et leurs griffes terminales diffèrent, suivant que la toile que tisse l'espèce est feutrée ou formée de réseaux circulaires (1).

Glandes venimeuses. — Une seconde catégorie de glandes est celle des glandes venimeuses.

Souvent les glandes salivaires sont modifiées de façon à sécréter des sucs irritants, et pouvant produire des désordres plus ou moins graves et plus ou moins étendus dans les tissus vivants où ils sont inoculés. C'est le cas des Araignées, de beaucoup de Myriapodes, d'Hémiptères et de Diptères. Mais quelquefois c'est à des glandes spéciales qu'est due la sécrétion du poison.

La plupart des Hyménoptères possèdent en effet à l'extrémité de l'abdomen un appareil glandulaire considérable sécrétant un venin puissant. Chez

(1) Dans les premiers l'armature de la patte se compose de deux griffes pectinées, et d'une brosse de soie ; dans les autres, des deux griffes, et d'une autre plus petite placée au-dessous.

l'Abeille (fig. 215), une paire de longs cœcums remplissent ce rôle et, après s'être réunis en un canal commun, ils débouchent dans une vésicule qui sert de réservoir au venin. Celui-ci est inoculé par un double aiguillon barbelé faisant partie de l'armure génitale et pouvant effectuer de rapides mouvements alternatifs de va et vient. Il est guidé dans son mouvement par deux pièces assemblées en gouttière, le *gorgeret*. Le tube excréteur aboutit à la base de l'aiguillon et le venin s'introduit ainsi dans la petite plaie faite par ce dernier.

Le *Scorpion* possède de même à l'extrémité du post-abdomen un appareil venimeux très puissant (1). Le dernier segment abdominal a la forme d'une vésicule terminée par une pointe recourbée, très aiguë, qui sert à faire la piqûre et à introduire le venin. Celui-ci s'élabore dans deux glandes semblables et symétriques, formées d'un épithélium cylindrique et entourées chacune par une tunique conjonctive et musculaire. Le venin se rassemble dans la cavité centrale de la glande, et un muscle, allant d'une extrémité à l'autre de celle-ci, peut, en se contractant, chasser à la volonté de l'animal le liquide venimeux ; ce dernier s'écoule par un canal débouchant à l'extrémité de la pointe.

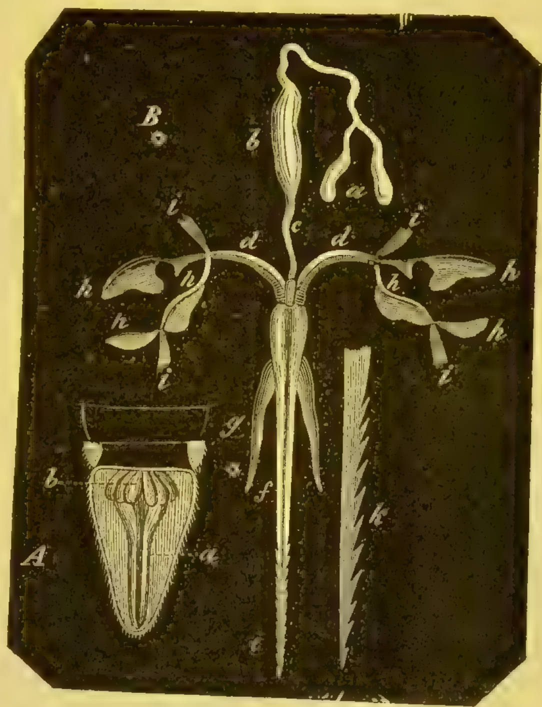


Fig. 215. — Appareil venimeux de l'Abeille. — A, extrémité de l'abdomen avec l'aiguillon rétracté ; *a*, aiguillon dans son fourreau ; *b*, sa base, composée de pièces solides et de muscles ; — B, appareil développé ; *a*, glandes à venin ; *b*, réservoir du venin ; *c*, son canal excréteur ; *d*, *d*, racines des dards composant l'aiguillon ; *e*, les deux dards appliqués l'un contre l'autre ; *f*, gorgeret ; *g*, valves ; *h*, *h*, pièces solides chitineuses ; *i*, *i*, muscles ; *k*, extrémité dentelée d'un dard, très grossie.

Autres glandes. — Enfin il est d'autres organes sécréteurs, moins répandus, moins importants, et sur lesquels nous ne pouvons insister longtemps.

Telles sont les *glandes cirières de l'Abeille* (2), réparties sur les 2e, 3e, 4e, 5e sternites de l'abdomen et laissant exsuder une mince plaque de cire que l'animal saisit entre ses tarses postérieurs, pour la porter à sa bouche, où les mandibules la triturent et la pétrissent.

Telles sont encore les nombreuses glandes odoriférantes, aussi variées dans leur situation que dans leurs produits, et variant même quelquefois suivant l'âge de l'animal. Ces glandes sont quelquefois réparties par tout le corps ; d'autres fois elles constituent des organes localisés ; mais dans tous les cas, elles sont trop peu constantes, et offrent trop peu d'importance pour nous arrêter plus longtemps.

Nous pouvons traiter à cet endroit des organes lumineux qu'on trouve chez certains Arthropodes. Chez les Coléoptères, on les rencontre dans un

(1) Joyeux Laffuie, A. Z. E., 2e sér., t. I, 1884.
(2) Carlet, C. R. t. CXIII, 1890.

certain nombre de genres de *Lampyrides* et d'*Élatérides*. Chez les premiers (*Lampyris*, *Luciola*, *Phosphæna*), les foyers lumineux sont situés à la face inférieure de l'abdomen. Chez les Élatérides (*Pyrophorus*), les points lumineux sont au nombre de trois : deux aux angles postérieurs du prothorax, un sur le sternum du métathorax.

Chez les Crustacés, le nombre des espèces lumineuses est plus considérable. On en rencontre à peu près dans tous les groupes (*Sapphirina fulgens*, des Cyclopides, des Crevettines, des Amphipodes, des Décapodes, le *Palæmon noctilucens*).

Les recherches d'exploration sous-marine sont venues encore étendre cette liste, notamment pour les Décapodes macroures et les Schizopodes. Telle est l'*Acanthephyra pellucida*, qui n'a pas moins de treize paires d'organes lumineux. Chez les Schizopodes, les yeux sont très généralement phosphorescents ou plutôt sont enchâssés dans une calotte lumineuse, au milieu de laquelle ils se présentent obscurs. Le fait a été constaté chez les *Mysis* par les naturalistes du *Talisman* (1). Chez d'autres Schizopodes, il existe en divers points du corps des organes ayant exactement la structure des yeux, et qui sans doute jouent à la fois les deux rôles d'organes de vision et d'éclairement. Nous y reviendrons à propos des organes de la vue.

Le mécanisme de la phosphorescence a été étudié par R. Dubois dans les Élatérides lumineux. On croyait jusqu'ici que ces phénomènes étaient dus à l'oxydation lente d'une substance spéciale. Dubois a constaté qu'il n'en était rien. Les cellules photogènes ont la propriété de sécréter une substance spéciale, la *luciférine*, qui reste dans la cellule sous forme de vacuole (vacuolide). Au moment de la phosphorescence, le protoplasma sécrète un ferment particulier, la *luciférase*, qui, en se combinant avec la luciférine, produit la phosphorescence.

Dubois a pu isoler ces deux substances et réaliser leur réaction mutuelle en dehors de l'organisme. L'oxygène n'intervient pas directement ; à la vérité les phénomènes de respiration et de circulation sont activés au moment de la phosphorescence. Mais c'est uniquement dans le but d'accélérer les phénomènes vitaux cellulaires qui ont pour résultat la sécrétion de la luciférase.

§ 6. — *Appareil respiratoire.*

Les Arthropodes se rencontrent dans tous les milieux possibles, dans l'eau ou les endroits humides, aussi bien que dans l'air. Aussi tous les modes divers qui se peuvent rencontrer dans la structure de l'appareil respiratoire existent dans le groupe qui nous occupe. Chez les représentants les moins élevés du type, chez les Crustacés et les Arachnides inférieurs, ou dans les premières formes larvaires, il n'existe pas d'organe différencié pour la respiration, et les échanges gazeux entre le sang et le milieu ambiant peuvent s'effectuer par toutes les parties du tégument en contact avec l'eau chargée d'oxygène.

Mais chez les autres, les téguments s'épaississent pour mieux protéger l'individu, et ne peuvent plus permettre les échanges. Aussi se forme-t-il des localisations, et des organes spéciaux apparaissent, qui sont de véritables appareils respiratoires. Ces appa-

(1) E. Perrier. *Les Explorations sous-marines*, Paris, 1886.

reils sont de deux ordres. Les uns sont spécialement organisés pour la respiration aquatique. Ce sont des parties saillantes du tégument, quelquefois des appendices modifiés, d'autres fois des organes indépendants, dans lesquels le sang circule et vient se mettre en rapport avec l'eau ambiante. Ces organes doivent dès lors se présenter sous la forme de lames larges et aplaties, ou de tubes creux longs ou ramifiés de façon à augmenter le plus possible la surface de contact. Ce sont des *branchies*, et on ne les rencontre que chez les Crustacés, les seuls Arthropodes adaptés à la vie aquatique.

Tous les autres vivent dans l'air; si quelques-uns d'entre eux habitent au milieu de l'eau, ce n'est que grâce à un artifice; la plupart doivent de temps en temps venir à la surface respirer l'air en nature et en faire une provision qu'ils utilisent pendant leur immersion. Ces Arthropodes aériens respirent au moyen de *poumons* ou de *trachées*. Les poumons sont des poches plus ou moins vastes communiquant avec l'extérieur par un orifice permettant l'accès de l'air, et c'est à travers les parois de ces poches, constamment baignées par le sang de l'animal, que s'effectue la respiration.

Les *trachées*, qu'on ne rencontre que dans l'embranchement des Arthropodes, y sont plus fréquentes que les poumons. On les trouve exclusivement chez tous les *Insectes*, chez tous les *Myriapodes* et chez beaucoup d'*Arachnides*. Ce sont des tubes cylindriques ou aplatis, le plus souvent richement ramifiés, et qui courent dans toute la cavité générale, entourant tous les organes, ou même pénétrant dans les interstices de leurs éléments.

Ces trachées constituent ainsi dans tout le corps un système compliqué de canaux remplis d'air et communiquant avec l'extérieur par un certain nombre d'orifices nommés *stigmates*.

Quelles sont maintenant les dispositions variées sous lesquelles se présente chacune de ces formes de l'appareil respiratoire?

Respiration chez les crustacés. — Chez les *Copépodes*, chez les *Cirripèdes* et parmi les Crustacés supérieurs, chez les *Mysis*, il n'existe pas d'appareil spécial de respiration. Il en est de même des formes larvaires de tous les animaux du groupe, au moins dans les premiers stades de développement. Lorsqu'il existe des parties différenciées en vue des échanges gazeux, ce peut être soit des appendices différenciés, des pattes branchiales, soit des organes spéciaux. Dans tous les cas, nous l'avons déjà dit, c'est toujours dans le voisinage des organes locomoteurs que les branchies sont situées. Chez les *Branchiopodes*, toutes les pattes

peuvent servir ainsi à la respiration, nous avons vu comment leur structure (fig. 216) s'accordait avec ce rôle spécial. Mais elles servent à la fois et de branchies et de rames natatoires. Il en est de même chez les Nébalies.

La division du travail physiologique se manifeste nettement chez les *Isopodes*. Là en effet, tandis que les membres thoraciques restent franchement ambulatoires, les cinq premières paires de pattes abdominales se transforment en branchies (Planche II, 1,B). L'exopodite et l'endopodite prennent tous les deux la forme de larges rames minces et molles. Quelquefois l'exopodite se développe davantage, devient dur, et recouvre l'endopodite comme un opercule. Celui-ci est alors seul la véritable branchie ; sa surface augmente par la formation de plis ou de lanières, et tout cet appareil est constamment agité pour entretenir le courant nécessaire à la respiration.

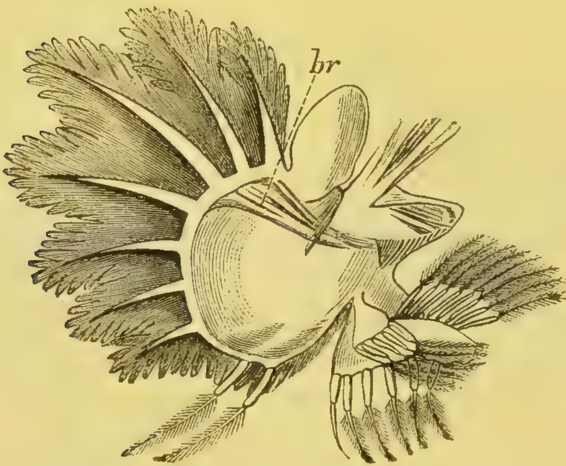


Fig. 216. — Quatrième paire de pattes d'*Eurycercus lamellatus*, O. F. Mull. fortement grossie ; — *br*, portion branchiale, augmentant en importance sur les pattes suivantes (Gerstæcker).

Le perfectionnement est plus grand encore chez l'*Idotée ;* les membres abdominaux postérieurs forment deux valves qui viennent recouvrir les branchies, et constituent comme une chambre respiratoire, où sont mis à l'abri ces délicats appendices.

Chez les *Amphipodes* et chez tous les *Podophthalmes*, ce ne sont plus des appendices qui sont chargés de la respiration, mais des organes nouveaux, attachés soit aux appendices, soit aux parois mêmes du corps, dans le voisinage de la base des pattes.

Chez les *Amphipodes* (Planche II,2), il existe, fixées sur l'article basilaire des pattes thoraciques, des lamelles ou des vésicules très délicates, disposées ainsi en double rangée sur presque toute la longueur du thorax ; grâce au mouvement des trois premières paires de pattes abdominales, un courant d'eau rapide, dirigé vers la bouche, les baigne constamment et renouvelle à chaque instant autour d'elles le milieu ambiant.

Chez les *Squilles*, les branchies sont des touffes de filaments ramifiés, placées sur le coxopodite des pattes et flottant en élégants panaches au-dessous de l'abdomen (fig. 217).

Chez les *Décapodes*, enfin, les branchies (fig. 218) sont toujours thoraciques, tantôt en panaches ramifiés, comme chez l'Écrevisse, tantôt formés de filaments courts et rigides (Homards, Langoustes), ou de lamelles parallèles (Crabes) insérées sur une tige commune. Elles peuvent être placées soit sur la paroi même du corps (*pbr*) (*pleurobranchies*), soit au niveau de l'insertion des pattes, sur la membrane articulaire elle-même (*arthrobranchies*), soit sur le premier article de celles-ci (*podobranchies*) (fig. 193) : tout cet appareil se trouve enfermé dans une chambre respiratoire formée par la carapace. Celle-ci en effet se développe de chaque côté, et se replie en dessous de façon à recouvrir les branchies, et

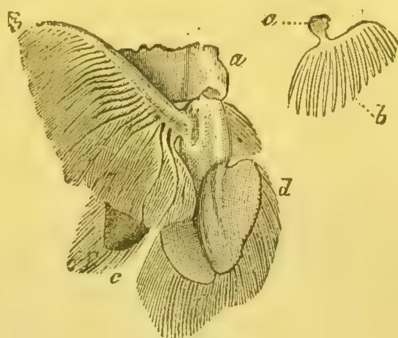


Fig. 217. — Branchie de Squille : *a*, protopodite ; *b*, branchie ; *c*, endopodite ; *d*, exopodite. — A droite, une lame branchiale : *a*, coupe de la tige de la branchie ; *b*, lamelles.

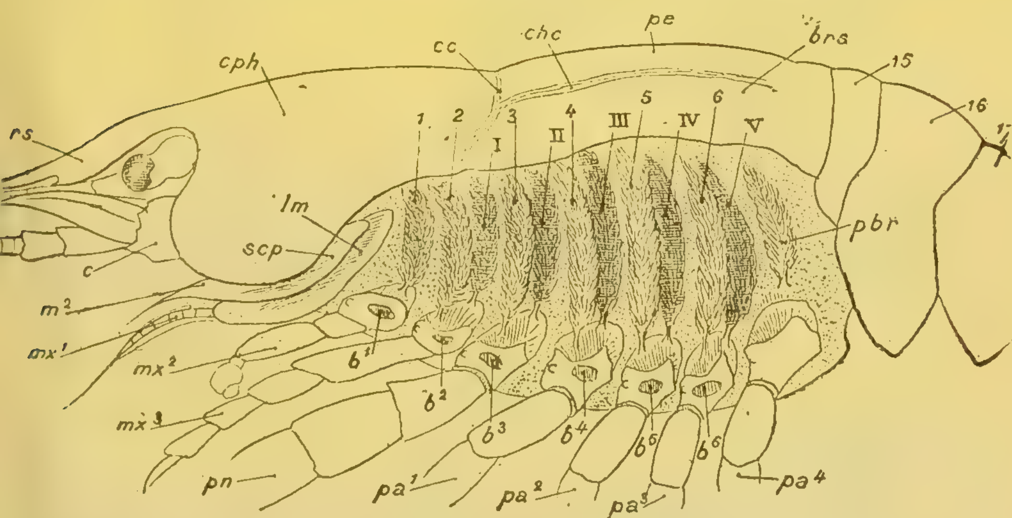


Fig. 218. — Vue latérale des branchies d'une Écrevisse : *cph*, céphalothorax ; *cc*, sillon cervical ; *chc*, sillon branchio-cardiaque ; *brs*, base du branchiostégite, dont la majeure partie est enlevée ; 15, 16, 17, les trois premiers anneaux de l'abdomen ; *rs*, rostre ; *b*, antennule ; *c*, base de l'antenne ; m^2, deuxième mâchoire, dont l'épipodite (scaphognatite), *scp*, sert à produire le courant d'eau de la chambre branchiale ; mx^1, mx^2, mx^3, pattes mâchoires ; *pn*, pince ; pa_1... pa_4, pattes ambulatoires ; *lm*, épipodite de la première patte mâchoire ; b_1-b_6, place des six podobranchies qui ont été enlevées ; 1... 6, I...V, les deux séries d'arthrobranchies (la seconde patte mâchoire ne porte pas d'arthrobranchie externe) ; *pbr*, pleurobranchie.

à venir s'appliquer contre la base des pattes (fig. 219 B). Chez les Crabes, elle se soude même en cet endroit à la paroi du corps,

de façon que la chambre branchiale est complètement close (fig. 219 C), et ne présente que deux orifices, un orifice d'inspiration et un orifice d'expiration. Les courants de l'eau à l'intérieur de cette chambre sont entretenus constamment par les mouvements de l'exopodite de la seconde mâchoire, sorte de palette toujours en mouvement dans la cavité respiratoire, et qui, chez l'Écrevisse, effectue 3 ou 4 vibrations par seconde (fig. 218, *scp*).

Crustacés respirant l'air en nature. — Bien que ces différents modes de branchies soient essentiellement adaptés à une respiration aquatique, cependant il existe quelques Crustacés branchifères qui, par de très légères modifications de leur appareil respiratoire, peuvent quitter l'eau pendant un temps plus ou moins long, ou même vivre toute leur vie dans l'air, qu'ils respirent alors en nature.

Tels sont les *Cloportes*, qui possèdent des branchies tout à fait semblables à

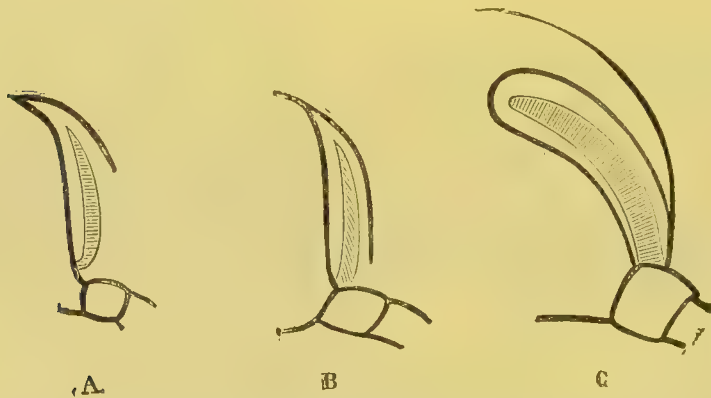


Fig. 219. — Coupe transversale schématique de la chambre branchiale des Décapodes. — A, chambre largement ouverte du Pagure ; B, cavité à demi fermée de l'Ecrevisse ; C, chambre branchiale close du Crabe (Kunckel).

celles des autres Isopodes, mais mieux protégées par les exopodites exactement imbriqués. Chez les *Porcellions*, qui sont très voisins, la lamelle branchiale est remplacée par une vésicule pleine d'air et communiquant avec l'extérieur.

Tels sont encore les *Crabes terrestres*, tout à fait semblables aux Crabes voisins des mêmes familles. Seulement leur chambre branchiale est plus vaste; ses parois sont toujours humides, grâce aux liquides qu'elles sécrètent; de plus le plancher de cette cavité est excavé, de façon à pouvoir emmagasiner de l'eau, qui, pendant que l'animal est dans l'air, empêche à chaque instant la dessiccation des organes respiratoires.

Les parois mêmes de cette cavité peuvent (*Birgus Latro*) servir à la respiration et se hérissent de petites touffes destinées à augmenter leur surface. Les branchies diminuent d'importance, et il se constitue un poumon par le même procédé que nous verrons employé chez les Gastéropodes, pour former le poumon des Cyclostomes.

Bouvier a montré récemment que, même chez les Crustacés les plus nettement aquatiques, la paroi de la cavité branchiale était utilisée aussi pour l'échange des gaz, et qu'elle était le siège d'une respiration cutanée assez notable. Outre l'arc vasculaire principal, qui, partant des sinus, va au cœur en passant par les branchies, existe un second arc vasculaire ayant les mêmes extrémités, mais passant par les parois de la chambre branchiale. C'est ce

dernier arc qui, se développant chez les Crabes terrestres, forme la portion la plus importante des vaisseaux respiratoires.

Appareil respiratoire des Limules. — L'appareil respiratoire des Limules est assez généralement considéré comme formant le passage des organes branchiaux des Crustacés aux poumons des Arachnides. Au premier abord, il offre une profonde analogie avec l'appareil branchial des Isopodes. Les appendices abdominaux sont en effet transformés en lames élargies, imbriquées, et appliquées contre l'abdomen (fig. 220). Il existe cinq paires d'appendices modifiés de la sorte, les deux appendices de chaque

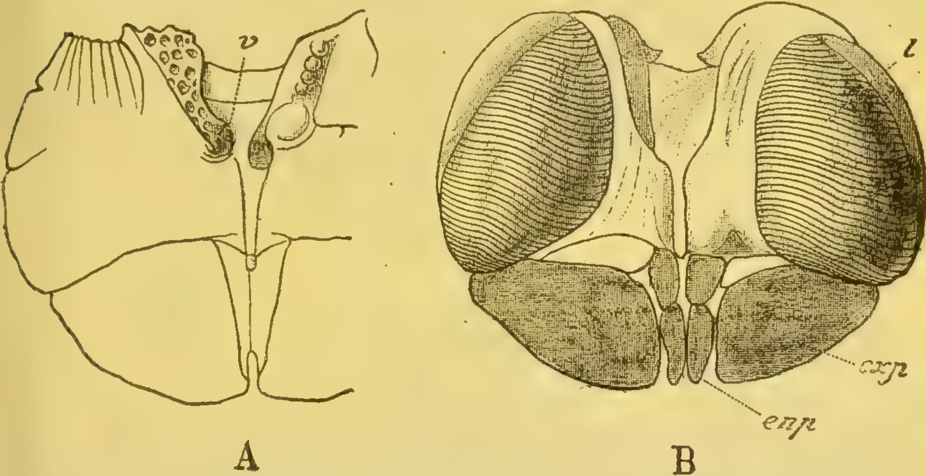


Fig. 220. — Pattes branchiales des Limules (Van der Hoeven). — A, opercule branchial d'une Limule femelle, vu par dessous. — B, double patte branchiale de la même, vue par dessus : — *exp*, exopodite ; *enp*, endopodite ; *l*, lamelles branchiales ; *v*, vulve.

paire étant soudés sur la ligne médiane ; chacun d'eux porte, sur la face postérieure du disque, celle tournée contre le corps, une série de lamelles parallèles, extrêmement minces, imbriquées comme les feuillets d'un livre, et en nombre considérable. Ces lamelles remplies de sang constituent les vrais organes respiratoires. Tout cet ensemble est recouvert par un opercule carré et résistant (fig. 220 A), recouvrant la face ventrale de l'abdomen, et formé par la dernière paire d'appendices céphalothoraciques soudés sur la ligne médiane.

Appareil respiratoire des Arachnides (1). — Parmi les Arachnides, ceux que l'on peut considérer comme le plus rapprochés de la souche primitive sont les *Scorpions*. Nous avons vu (p. 326) comment la morphologie extérieure permettait d'en faire dériver tous les autres groupes d'Arachnides. De plus, leur structure offre

(1) Bertkau. A. N., t. XXXVIII, 1872. — Mac Leod. A. B., t. V, 1884.

avec celle des Limules de nombreuses et profondes homologies, et en raison de l'ancienneté géologique des Gigantostracés, on peut les considérer comme la souche d'où sont dérivés tous les Arachnides. En ce qui concerne l'appareil respiratoire, les Scorpions présentent avec les Limules de curieuses ressemblances mises en lumière par Van Beneden et Mac-Leod. Dans les deux cas, les organes respiratoires dépendent des anneaux abdominaux. Il existe en effet sur la face ventrale de chacun des deuxième, troisième, quatrième et cinquième anneaux de l'abdomen, une paire de stigmates communiquant avec autant de poumons. Ceux-ci sont formés d'un nombre considérable (130 environ) de poches

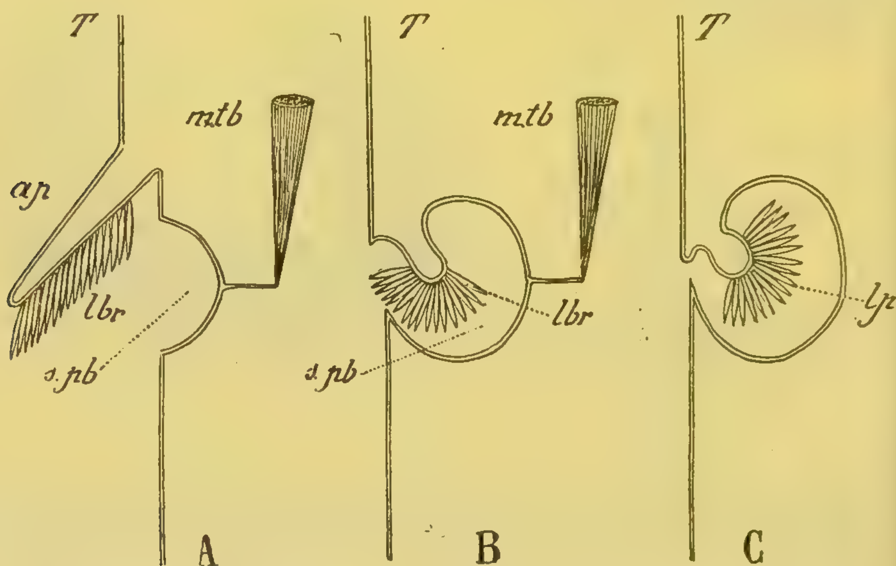


Fig. 221. — Schéma montrant la transition des branchies des Limules aux poumons des Scorpions (Ray Lankester). — A, Limule. — B, type intermédiaire hypothétique. — C, Scorpion. — T, tégument; *ap*, appendice de la Limule; *lbr*, lamelles branchiales devenant chez le Scorpion les lamelles pulmonaires *lp*; *spb*, stigmate post-branchial; *mtb*, muscle.

aplaties, parallèles comme les feuillets d'un livre, et remplies d'air. Toutes débouchent dans une cavité commune, elle-même en rapport avec l'extérieur par le stigmate, et entre deux poches consécutives sont creusées des lacunes que traversent sans cesse les courants sanguins. Cet appareil ne manque pas d'analogies avec l'appareil respiratoire des Limules. C'est ici et là la même structure, et on s'accorde assez généralement sur leur homologie. Mais le procédé par lequel a pu se faire la transformation est encore très hypothétique. Suivant Mac-Leod, la lame principale de l'appendice de la Limule se serait soudée avec les téguments du corps, sauf en un point qui constituerait le stigmate; pour Ray Lankester, l'appendice tout entier, après avoir subi une notable ré-

duction, se serait replié dans une invagination du tégument, dont le stigmate serait l'orifice externe (fig. 221).

Les mêmes organes se retrouvent chez les *Pédipalpes*; mais il n'en existe plus que deux paires. La même chose a lieu, parmi les *Aranéides*, chez les Mygales, qui constituent pour cette raison le groupe des *Tétrapneumones*. Toutes les autres Araignées, réunies sous le nom de *Dipneumones*, n'ont plus que deux poumons, correspondant à la paire antérieure des Mygales. Toutefois dans la famille des Dysdéridés (*Segestria*), la paire postérieure ne fait que se modifier. Au lieu de présenter des lamelles parallèles, les poumons postérieurs s'étirent en tubes, qui se rendent aux organes et s'y ramifient sans jamais s'anastomoser. Ce sont de véritables *trachées*. Mais il semble évident que cet appareil trachéen représente la seconde paire de poumons, et est par suite une dépendance du système appendiculaire. Chez toutes les autres Araignées (sauf chez les *Pholcidés*), les poumons postérieurs sont remplacés par un autre système trachéen, aboutissant à une fente résultant de la soudure de deux stigmates, et placée en avant des filières. Il existe donc toujours chez les Dipneumones deux poumons et deux systèmes de trachées.

Les trachées persistent seules chez les *Phalangides* et les *Acariens*.

Appareil trachéen des Insectes et des Myriapodes (1). — C'est aussi par des trachées que respirent les *Myriapodes* et les *Insectes*. Mais ces trachées ne semblent avoir aucune homologie morphologique avec celles des Arachnides. Elles n'ont rien de commun avec l'appareil appendiculaire. Elles semblent dériver de la transformation de glandes cutanées, comme le montre l'anatomie des Protrachéates.

Dans le *Peripatus Edwardsi*, en effet, les stigmates se trouvent n'importe où sur les anneaux, et ils sont mêlés à des orifices de glandes cutanées qui leur ressemblent complètement; les trachées qui en partent ne se ramifient pas; elles présentent une fine striation et vont se rendre aux organes voisins, sans jamais s'anastomoser.

Chez les *Myriapodes chilognathes*, la disposition des stigmates se régularise ; il n'en existe plus qu'une paire par anneaux ; mais les trachées restent encore indépendantes ; elles ne se ramifient et ne s'anastomosent jamais. Au contraire, chez les *Chilopodes* et

(1) Palmén. *Zur Morphologie der Tracheensystem*. Leipzig, 1877. — Mac Leod. *Structure des trachées et circulation peritrachéenne*. — Haase. *Das Respirationsystem der Symphilen und Chilopoden*. *Zool. Beiträge de Schneider*, t. I, 1884.

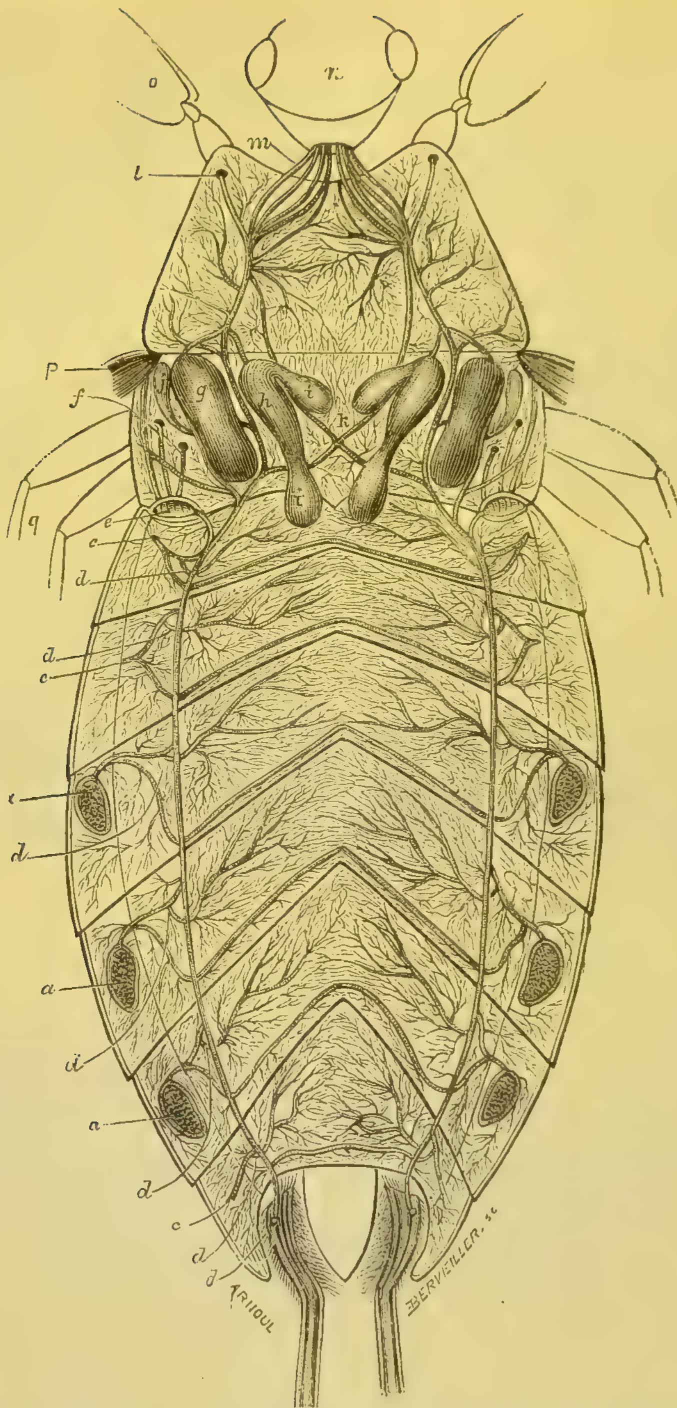


Fig. 222. — Appareil respiratoire très grossi de la Nèpe cendrée (*Nepa cinerea*). — *aaa*, les faux stigmates, vus par leur face interne, avec le tronc trachéen qui s'y insère ; *b*, stigmate caudal, ou st. du siphon respiratoire, auquel aboutit de chaque côté le tronc trachéen principal ; *ccc*, insertions borgnes des troncs trachéens correspondant aux 1er, 2e et 6e segments ventraux ; *ddd*, deux trachées naissant de chacun des troncs primitifs, l'une destinée aux organes, l'autre formant une arcade de communication ; *eghij*, vésicules trachéennes ; *f*, trois trachées, destinées aux ailes et aux élytres, aux pattes intermédiaires et postérieures ; *k*, sinus trachéen formé par la confluence de quatre trachées ; *l*, trachée destinée aux pattes antérieures ; *m*, faisceau de trachées destinées à la tête ; *n*, portion de la tête ; *o*, portion de la patte antérieure ; *p*, portion d'hémélytre ; *q*, portion des pattes intermédiaire et postérieure (L. Dufour).

chez tous les Insectes, les trachées émanant de tous les stigmates sont unies par de gros troncs trachéens, présentant les dispositions les plus variées, et envoyant eux-mêmes des ramifications à tous les organes (fig. 222). Nous n'insisterons pas sur l'agencement de l'appareil trachéen à l'intérieur du corps ; nous dirons seulement que, presque toujours, il existe deux grosses trachées suivant d'un bout à l'autre les côtés du corps et recevant les trachées primitives issues des stigmates. Enfin çà et là se trouvent des vésicules renflées, pleines d'air, dont le rôle est évi-

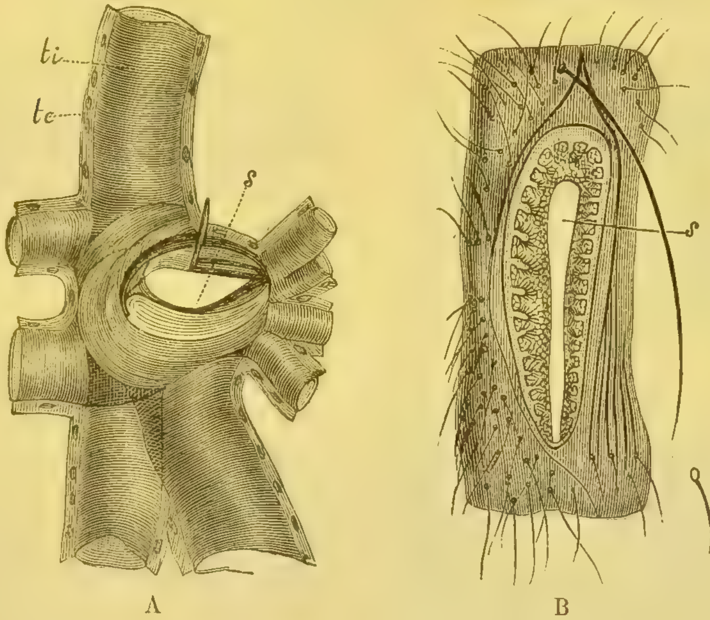


Fig. 223. — Trachées et stigmates des Insectes. — A, stigmate de papillon (*Vanessa urticæ*) et les trachées qui en partent; *te*, tunique externe ou péritrachéenne contenant des noyaux ; *ti*, tunique interne, avec ses plis chitineux; *s*, ouverture du stigmate entouré de son péritrème (H. Landois). — B, stigmate de la mouche commune (*Musca domestica*) ; *s*, ouverture du stigmate ; le péritrème porte une frange garnie de poils ; au-dessous, on aperçoit la membrane couverte de cellules qui sert à l'occlusion du stigmate (Landois).

demment d'alléger l'animal. La structure des trachées (fig. 223 A) est partout la même, elle offre beaucoup d'analogie avec celle des glandes. Une couche externe de cellules, tapissée par une *intima* cuticularisée, se retrouve partout. Cette intima qui est rejetée à chaque mue présente presque toujours des lignes réticulées ou spiralées qu'on décrit en général comme des épaississements de la cuticule, destinés à servir de squelette au tube trachéen, et qui lui donnent un aspect caractéristique. Suivant Macloskie, ce seraient simplement des plis de la cuticule, permettant l'allongement et le raccourcissement des trachées pendant les mouvements respiratoires.

D'après Packard (1), ces épaississements ne sont spiralés

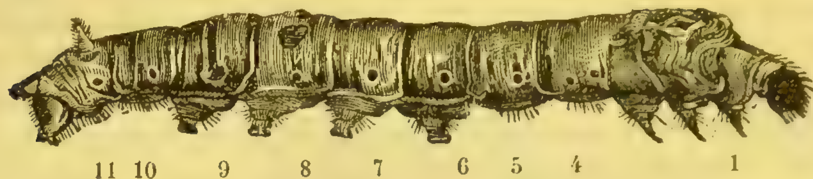


Fig. 224. — Disposition des stigmates sur une Chenille. — Chenille du *Bombyx mori*. Les numéros sont ceux des segments auxquels correspondent les stigmates.

qu'en apparence; ce sont en réalité des cercles parallèles et juxtaposés; au moment de la formation de la trachée, il se produit une prolifération des cellules, qui donne naissance à une couche interne. Les cellules de cette dernière, chargées de sécréter l'intima, se disposent en bandes parallèles faisant saillie dans la lumière du tube. Ce sont les origines des lignes saillantes, qui plus tard se réunissent à leur base par des lamelles également chitineuses. Ce mode de formation concorde avec les résultats de Macloskie.

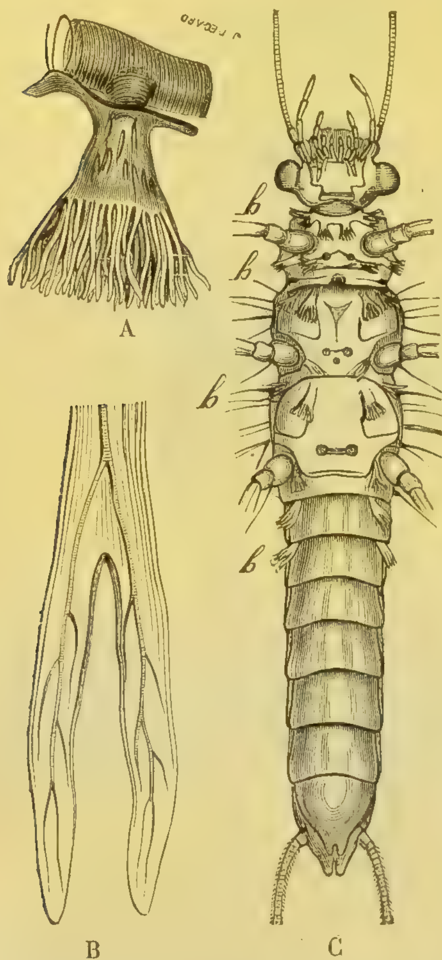


Fig. 225. — Branchies trachéennes du *Pteronarcys regalis*. — A, Filament d'une houppe avec sa trachée et ses trachéoles. — B, houppe branchiale. — C, *Pteronarcys* adulte vu par la face ventrale; *b*, *b*, *b*, *b*, les houppes branchiales, prothoraciques, mésothoraciques et abdominales (Newport).

La disposition des stigmates présente plus d'intérêt. Ces orifices sont limités le plus souvent par un cadre rigide, nommé *péritrème*, de forme circulaire ou ovale (fig. 223 B). L'ouverture ainsi circonscrite est protégée soit par une couronne de poils, soit par deux lèvres membraneuses attachées au péritrème et ne laissant qu'une fente étroite, soit enfin par une membrane continue percée de trous comme un crible. Typiquement, tous les anneaux, à l'exception des an-

(1) Packard. Am. Nat., t. VII et XX, 1874, 1886. — Macloskie, id. t. XVIII, 1884.

neaux céphaliques, portent une paire de stigmates. C'est le cas de la plupart des MYRIAPODES, ils peuvent d'ailleurs occuper les positions les plus variables, jusque sur la ligne médiane du dos (*Scutigera*). Chez les INSECTES, ce nombre subit de notables réductions. Jamais on n'en trouve plus de dix paires, dont huit appartiennent aux six premiers anneaux de l'abdomen, les deux autres au méso- et au méta-thorax (fig. 224). C'est le cas le plus fréquent chez les Insectes adultes. Mais il peut arriver que les stigmates abdominaux, ou que ceux du thorax fassent défaut. La plus grande réduction se manifeste chez les Insectes aquatiques. Ils n'ont que deux stigmates situés à l'extrémité de l'abdomen, et des dispositions spéciales leur permettent souvent d'aller puiser l'air au dehors sans avoir à sortir de l'eau. C'est ainsi que les stigmates des larves d'*Eristalis* sont portés sur un long pédoncule commun, qui peut se déployer comme une lunette et atteindre jusqu'à six fois la longueur du corps. D'autres fois (Nèpe, Ranatre), les stigmates sont placés à la base d'un long siphon respiratoire, formé par l'accolement de deux filets creusés en gouttières, et c'est par ce long canal que l'air arrive aux stigmates.

BRANCHIES TRACHÉENNES DES INSECTES. — Enfin chez beaucoup de larves aquatiques, les stigmates s'oblitèrent complètement; l'air n'est

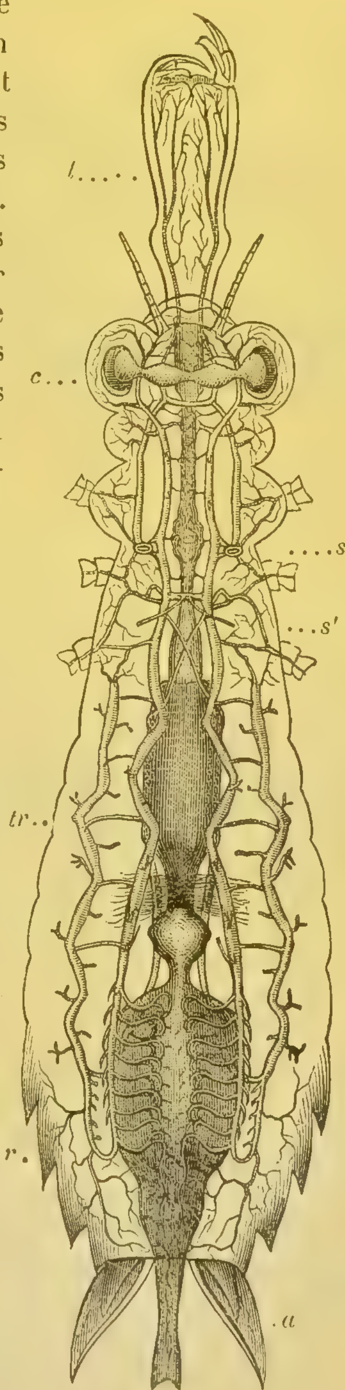


Fig. 226. — Appareil trachéen d'une larve de Libellule. — *s*, stigmates thoraciques inférieurs imperforés; s', stigmates thoraciques postérieurs également imperforés; *a*, les cinq appendices occluseurs de la chambre branchiale; *r*, rectum transformé en chambre branchiale, sur laquelle on voit les trachées qui ramènent l'air vivifié des lamelles branchiales; *c*, cerveau et lobes optiques; *l*, lèvre inférieure transformée en appareil préhenseur. Au milieu de la figure, on aperçoit l'appareil digestif et, sur les côtés, les doubles troncs trachéens longitudinaux *tr*; à l'état naturel, ils sont colorés en rose violacé par des granulations pigmentaires (GAZAGNAIRE).

plus puisé en nature, et de nouveaux organes, qu'on nomme *branchies trachéennes*, sont chargés d'aller puiser l'oxygène contenu dans l'eau. Ce sont soit des poils branchiaux (larves de Phryganes), soit des lamelles branchiales (larves d'Ephémères), qui sont traversées par des rameaux trachéens terminés en cul-de-sac. L'air dissous dans l'eau dialyse à travers la membrane et vient se réunir à l'état gazeux dans les trachées des branchies pour être ensuite réparti dans tout l'organisme. Les branchies disparaissent à l'état adulte, et font place à des stigmates qui occupent exactement la même situation.

On ne rencontre de pareilles branchies que chez un Insecte adulte, étudié par Newport, le *Pteronarcys regalis*, Névroptère du Canada (fig. 225).

Dans les larves de Libellules, il existe aussi des branchies trachéennes, mais, au lieu d'être externes, elles se localisent dans la paroi du rectum et font saillie dans la cavité digestive (fig. 226). Il existe six bandes longitudinales formées chacune de deux séries de lamelles imbriquées, et le nombre total des lamelles est de près de trente mille. Les mouvements rythmiques des muscles de l'abdomen, en dilatant et contractant alternativement la chambre rectale, amènent un flux et un reflux continuel d'eau aérée, et assurent dès lors le travail respiratoire.

§ 7. — *Appareil circulatoire.*

Nous voyons pour la première fois apparaître un milieu intérieur, le sang, chargé des relations de l'extérieur avec les tissus. Ceux-ci vivent exclusivement dans le sang, et n'ont aucun rapport direct avec le milieu extérieur.

Le sang est un liquide incolore. Par exception, il est rouge et renferme de l'hémoglobine dans les Copépodes parasites (Van Beneden), dans l'*Apus*, quelques *Cypris*, etc., et dans la larve de *Chironomus*. Dans la règle, il renferme des globules transparents, amiboïdes, nucléés, qui donnent au sang incolore un aspect opalescent. Le plasma sanguin où siègent ces globules contient en dissolution de la fibrine, qui se précipite quand on abandonne du sang à l'air et entraîne la coagulation.

Il renferme également une substance spéciale qu'on n'a pas jusqu'à présent isolée et qui joue le même rôle que l'hémoglobine. C'est l'*hémocianique*, qui a été trouvée dans le Scorpion, le Homard, l'Ecrevisse, le Crabe, etc. A l'état ordinaire elle est incolore; mais sous l'action de l'oxygène elle devient bleue, en donnant naissance à une combinaison nouvelle, l'oxyhémocyanine.

Harleck a montré (1847) que cette substance contenait du cuivre, qui, pensait-il, devait jouer le même rôle que le fer de l'hémoglobine, mais ce dernier point n'est nullement démontré.

Le sang présente en outre fréquemment une légère teinte rosée, due à la *tétronérythrine*, qu'on rencontre également dans la carapace des Crabes.

L'appareil où circule le liquide sanguin est sous la dépendance directe de l'appareil respiratoire. Mais, malgré les diverses modifications qu'il peut présenter, il est toujours construit sur le même type.

L'organe actif de la circulation est un *cœur* tantôt plus ou moins arrondi, tantôt au contraire très allongé ; on le désigne alors souvent sous le nom de vaisseau dorsal. De ce cœur partent un certain nombre d'artères se rendant dans les différentes parties du corps. Ces artères quelquefois bien développées sont ailleurs

PLANCHE II

CIRCULATION DES ÉDRIOPHTHALMES.

PLANCHE II

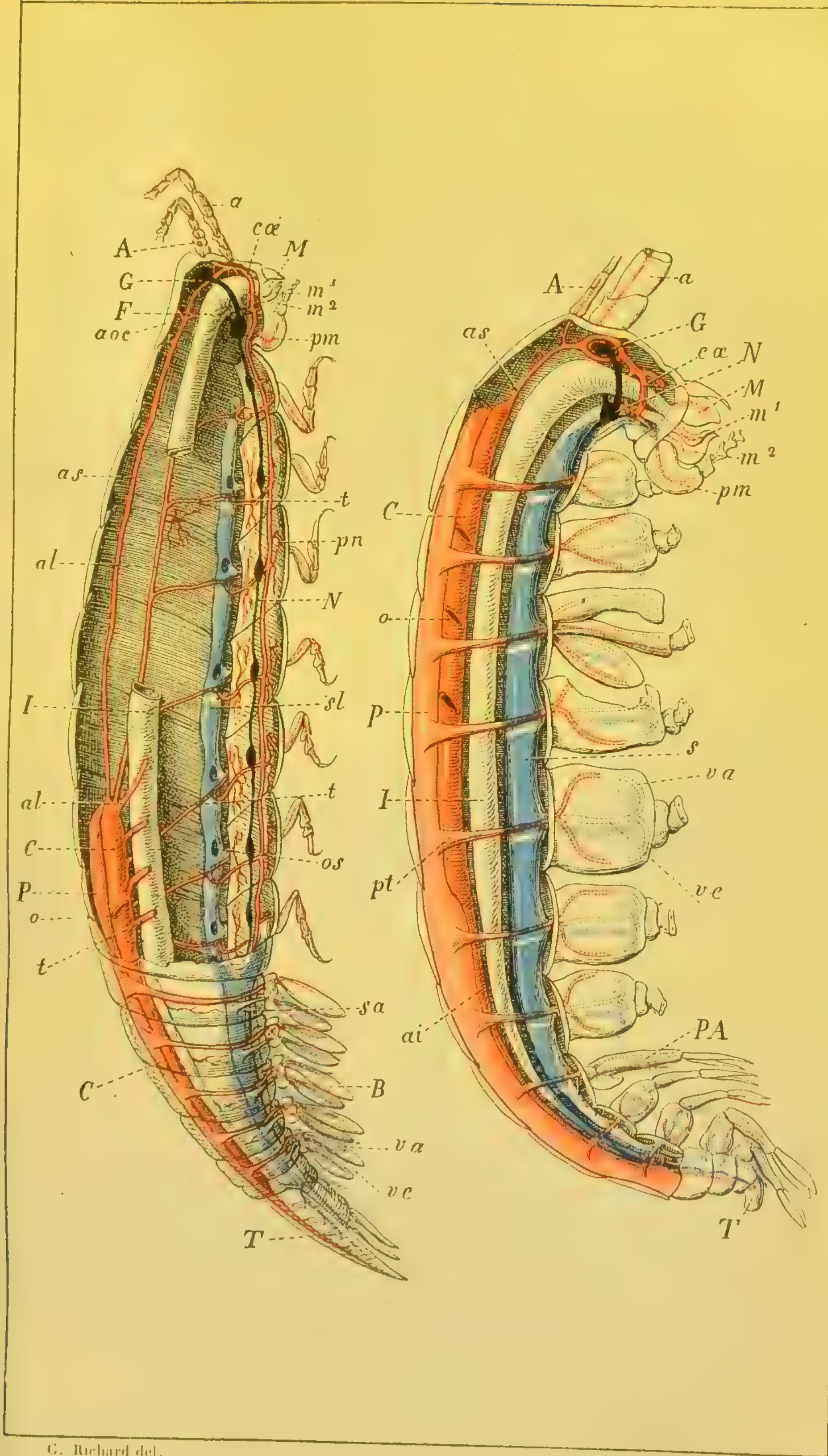
CIRCULATION DES ÉDRIOPHTHALMES.

I. Schéma de la circulation d'un Isopode.

II. Schéma de la circulation d'un Amphipode.

A, antenne; **a**, antennule; **M**, mandibule; $\mathbf{m}^1$, mâchoire de la première paire; $\mathbf{m}^2$, mâchoire de la seconde paire; **pm**, patte-mâchoire; **PA**, pattes abdominales; **B**, branchies; **T**, telson; **G**, ganglion cérébroïde; **N**, chaîne nerveuse; **F**, œsophage; **I**, intestin; **C**, cœur; **P**, oreillette (péricarde); **o**, ostioles faisant communiquer le cœur et l'oreillette; **as**, aorte antérieure; **ai**, aorte postérieure; **al**, aortes latérales; **aoc**, artère céphalique; **cœ**, collier vasculaire périœsophagien; **t**, artères thoraciques; **s**, sinus veineux médian; **sa**, sinus abdominal; **sl**, sinus latéraux; **os**, orifices conduisant dans ces sinus; **pn**, artères des pattes thoraciques; **va**, vaisseaux afférents; **ve**, vaisseaux efférents des branchies (le trait doit être prolongé jusqu'au vaisseau rouge); **pt**, vaisseaux branchio-cardiaques.

DELAGE.



C. Richard del. J.-B. Baillière et fils.

Circulation des Édriophthalmes.

réduites à de très courts tubes. Mais, dans tous les cas, elles se terminent *toujours* par des orifices béants, par où le sang s'écoule dans la cavité générale, baignant tous les organes qui s'y trouvent; il est entraîné par des courants plus ou moins réguliers, dont la direction est déterminée à la fois par les orifices artériels et par les mouvements des muscles généraux du corps. C'est une circulation essentiellement lacunaire. De la cavité générale, le sang est amené par des sinus spéciaux dans les organes respiratoires, et ce n'est qu'après s'être hématosé, qu'il revient au cœur. A cet effet, les vaisseaux efférents des branchies ou des poumons l'amènent dans un réservoir, communément appelé *péricarde*, mais qui est réellement une oreillette entourant complètement le cœur; le sang revient enfin dans l'organe central par des orifices latéraux faisant communiquer le cœur et le péricarde.

Quelles sont maintenant les modifications que présente ce schéma dans la série des Arthropodes?

Ce n'est qu'exceptionnellement que l'appareil circulatoire fait tout à fait défaut. Cette infériorité organique se manifeste dans des genres isolés, chez quelques Copépodes et quelques Ostracodes (*Cyclops*, *Cypris*, *Cythere*), ou dans des groupes que le parasitisme ou la fixation ont extrêmement dégradés, comme les *Lernéens* et les *Cirripèdes*. Dans ces différents Crustacés, le sang est mis en mouvement par des contractions rythmiques du tube digestif, ou des plaques musculaires des parois du corps.

La plupart des *Entomostracés*, les *Cladocères*, beaucoup d'*Ostracodes* (*Cypridina*, *Halocypris*) et de *Copépodes* ont un cœur uniloculaire, muni de deux ouvertures afférentes, placées latéralement, et d'un orifice efférent antérieur. Celui-ci fait communiquer le cœur avec une aorte en général très courte, et terminée par une ouverture béante, d'où le sang s'échappe dans la cavité générale. Il peut même arriver que cette aorte manque tout à fait, et l'appareil circulatoire se réduit alors au cœur, d'où le sang s'écoule directement dans les lacunes du corps.

L'appareil circulatoire des *Phyllopodes* n'est pas beaucoup plus développé. Le cœur le représente encore à lui tout seul; mais il a ici la forme d'un vaisseau dorsal long et divisé en chambres successives, communiquant entre elles; chacune est en relation avec les lacunes de la cavité générale par deux orifices latéraux.

C'est chez les *Isopodes* (1) que l'appareil circulatoire commence à se perfectionner (Pl. II,1). C'est chez eux notamment, que l'on voit

(1) Delage. *Contribution à l'étude de l'appareil circulatoire des Edriophthalmes*. A. Z. E., t. IX, 1881.

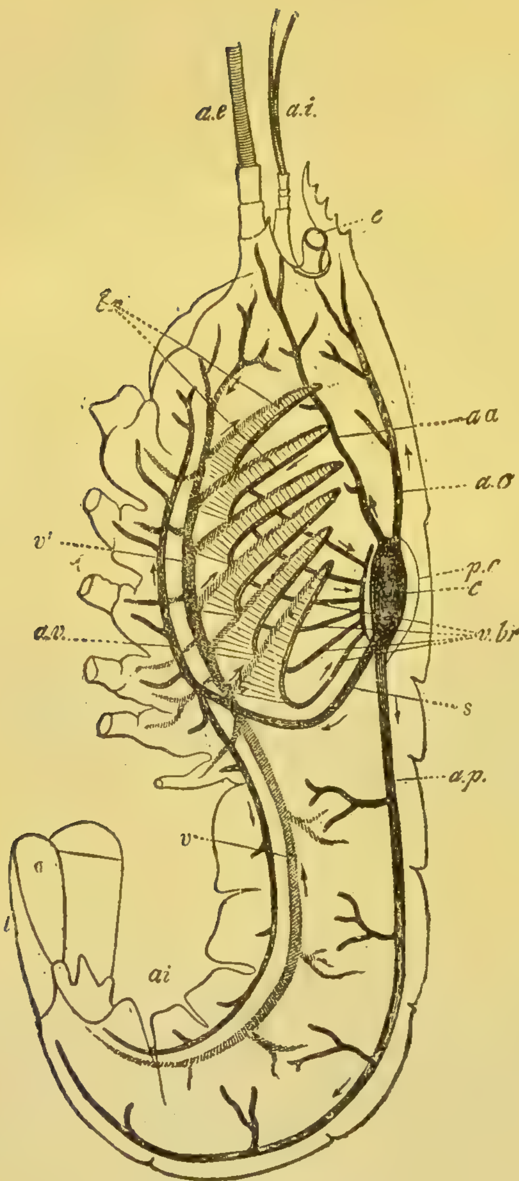


Fig. 227. — Appareil circulatoire du Homard. — *a. i*, antennes internes ou antennules ; *ae*, antennes externes ; *o*, œil ; *t*, telson ; *c*, cœur; *pc*, (oreillette) péricarde ; *ao*, artères ophthalmiques; *aa*, artères antennaires; *ap*, aorte postérieure ou artère abdominale supérieure ; *s*, artère sternale ; *av*, artère ventrale antérieure ; *ai*, artère abdominale inférieure; *br*, branchies ; *v*, sinus médian abdominal ; *v'*, sinus médian thoracique, logé dans le canal sternal; *v. br*, canaux branchio-cardiaques. Les flèches indiquent la direction du courant sanguin.

se constituer autour du cœur un réservoir, le péricarde ou oreillette (P), où le sang arrivant des branchies se rassemble avant de pénétrer dans le cœur par les ostioles latérales (*a*). Celui-ci (C) est toujours placé dans la région abdominale, où se trouvent les branchies.

Il est tubuleux ou piriforme, et donne naissance à onze artères bien différenciées et se distribuant dans toutes les régions du corps. Elles aboutissent à des lacunes où le sang se répand, mais en suivant des chemins bien déterminés. De là, il se rend dans des sinus veineux (*sl*), à parois très nettes, qui le conduisent aux branchies. Enfin des vaisseaux le ramènent à l'oreillette, d'où il peut reprendre sa course. L'oreillette n'est pas encore complètement close; sa paroi est incomplète en certains points, où le sang veineux peut venir se mélanger au sang hématosé.

Cette imperfection disparaît complètement chez les *Amphipodes*, où le péricarde est tout à fait clos (Pl. II, 2). Le cœur, pour se trouver dans la région branchiale, a dû changer sa situa-

tion ; au lieu d'être abdominal comme chez les *Isopodes*, il occupe toute la longueur du thorax. Le sang y pénètre par une, deux ou trois paires d'ouvertures latérales (*o*) et en repart par deux aortes, l'une antérieure (*as*), l'autre dirigée vers l'abdomen (*ai*). A part ces quelques traits, l'appareil ne diffère pas essentiellement de celui des Isopodes, si ce n'est que les artères y sont un peu moins différenciées.

Enfin, chez les *Podophthalmes*, le cœur et l'oreillette qui l'entoure sont complètement clos, et les lacunes où le sang veineux peut se mêler au sang artériel sont réduites au minimum. La circulation se régularise en un mot d'une façon presque complète (fig. 227).

Le cœur (*c*), situé à l'extrémité postérieure du céphalothorax, est en général arrondi. Chez les *Stomatopodes* seuls, il a la forme d'un canal allongé, s'étendant tout le long du thorax et de l'abdomen et présentant de nombreuses paires d'ouvertures. Quand il est arrondi, il existe aussi plusieurs paires d'ostioles. Peut-être doit-on le considérer comme résultant de la concentration en un seul ventricule d'une série de chambres successives. Quoi qu'il en soit, les artères qui en partent sont extrêmement différenciées, et se continuent par de véritables capillaires ; mais ceux-ci ne se terminent pas dans des veines. A leur sortie, le sang tombe dans des lacunes presque complètement endiguées, il est vrai, par du tissu conjonctif; mais l'absence de fibres musculaires et d'endothélium dans leurs parois ne permet pas de leur donner le nom de veines. Au sortir de ces lacunes, le sang, conduit par de vastes sinus, est amené aux branchies, et, de là, par les veines branchiales, au péricarde, d'où il pénètre enfin dans le cœur.

Appareil circulatoire des Limules. — L'appareil circulatoire des *Limules* est lui aussi très hautement différencié. Mais l'intérêt principal qu'il présente est son analogie profonde avec celui des Scorpions.

Nous voyons ainsi les rapports de ces deux groupes se resserrer à mesure que nous étudions chaque appareil.

Le cœur est un vaisseau longitudinal, dorsal et médian, rattaché aux téguments par neuf paires d'amarres latérales qui ne sont que les prolongements des parois du corps. Des colonnes charnues, analogues à celles du cœur des Mammifères, règnent dans son intérieur. Il communique avec l'oreillette qui l'entoure par huit paires d'ouvertures munies de valvules. Le sang, arrivé à cette dernière par cinq paires de gros troncs venant des branchies, et deux autres plus petits venant des grandes lames operculaires, pénètre dans le cœur par les ostioles, et s'en échappe par onze artères, très développées. Nous ne pouvons pas décrire

en détail le rôle de ces vaisseaux, mais il nous faut insister sur ce point caractéristique : deux crosses aortiques partent de la partie antérieure du cœur, et vont déboucher dans un vaste réservoir annulaire formant un cercle artériel autour de l'œsophage. Ce cercle renferme à son intérieur le collier nerveux œsophagien qui constitue la partie antérieure de la chaîne nerveuse, et un gros tronc artériel part de ce cercle pour accompagner dans toute sa longueur la chaîne de ganglions nerveux qui s'étend sur la ligne médiane ventrale du corps. En tous les points où cette chaîne donne des nerfs latéraux, un vaisseau se détache du tronc principal et accompagne le nerf dans presque toute son étendue. Ce vaisseau périnervien communique enfin par un collier périrectal avec le système des artères de la face dorsale.

Appareil circulatoire du Scorpion. — L'appareil circulatoire est à peu de chose près le même chez le *Scorpion*. Le cœur est un long vaisseau placé dans le préabdomen ; il est divisé en huit chambres, le sang y pénètre par une paire d'orifices communiquant avec une oreillette péricardique. Les vaisseaux se divisent aussi en deux groupes, l'un dorsal, émanant directement du cœur, l'autre ventral, dont le système central se compose d'un grand sinus entourant le ganglion céphalothoracique, et communiquant avec un vaisseau à parois musculaires (1), compris dans la gaine de la chaîne nerveuse. De ce système partent les artères allant aux pattes et accompagnant les nerfs, et d'autres, suivant également les nerfs issus de chaque ganglion. Les deux groupes de vaisseaux communiquent à la partie antérieure par un collier œsophagien vasculaire entourant le collier nerveux, et par un petit vaisseau situé dans le septième anneau du préabdomen ; celui-ci part de l'aorte dorsale, et aboutit dans le vaisseau périnervien au niveau du premier ganglion du postabdomen. Ce vaisseau, homologue du collier périrectal de la Limule, complète, on le voit, l'analogie des deux appareils.

De l'appareil artériel, le sang passe dans les lacunes interorganiques et de là dans de grands sinus qui entourent les poumons. Il retourne enfin dans l'oreillette par sept paires de vaisseaux, dont trois pour les premiers poumons, deux pour les derniers et une pour les deux autres.

Appareil circulatoire des autres Arachnides. — Chez les autres *Arachnides*, l'appareil circulatoire, tout en gardant la même structure générale, ne conserve pas ce degré de perfection. Sans parler des groupes inférieurs, les *Tardigrades*, les *Lingua-*

(1) Aimé Schneider. *Tabl. zool.*, t. III, 1891.

tules, les *Pantopodes* et les *Acariens*, où la réduction de l'appareil est due à la dégradation générale de l'animal, on peut suivre dans la classe des Arachnides une réduction graduelle, augmentant de plus en plus le système lacunaire, tandis que la longueur des voies endiguées destinées au passage du sang diminue concurremment. Cette réduction n'est pas en rapport avec le degré général de perfection spécial à chaque groupe. Elle est sous la dépendance absolue de l'appareil respiratoire.

Chez tous les Arachnides à système circulatoire réduit, existe un système trachéen, dont les ramifications externes vont apporter aux différents organes l'oxygène nécessaire à la respiration. Le sang n'a donc plus à jouer le rôle de convoyeur qui lui est attribué, quand l'oxygène ne peut être puisé à l'extérieur qu'en des points déterminés. L'air se répandant directement partout, l'un des principaux objets du mouvement circulatoire disparaît, et par une remarquable application du principe de balancement organique, l'appareil circulatoire se réduit en même temps que l'appareil de la respiration se développe.

Appareil circulatoire des Insectes. — Aussi ne serons-nous pas étonnés de voir une dégradation considérable des voies sanguines chez les Insectes, où le système trachéen est si parfait.

L'appareil se compose seulement du cœur, fermé en cul-de-sac en arrière, et d'une courte aorte, qui n'en est pas nettement limitée. Le cœur a la forme d'un long vaisseau, fixé aux parois dorsales du tégument par un certain nombre de paires de muscles triangulaires, dont la base s'attache au cœur, et qu'on nomme les *muscles aliformes du cœur* (fig. 228 C, *a*). Ces muscles, dans leur ensemble, renferment le cœur dans une sorte de sinus mal clos, que l'on peut considérer comme le représentant de l'oreillette.

Le cœur est formé de chambres (fig. 228 C), dont le nombre maximum et le plus fréquent est huit, et chacune d'elles correspond à une paire de muscles aliformes; elles communiquent toutes avec l'extérieur par deux orifices, dont les bords sont recourbés vers l'intérieur et qui, par suite de cette disposition, permettent au sang d'entrer dans le cœur, mais non d'en sortir.

D'autres orifices font communiquer les chambres entre elles. Ceux-ci sont également pourvus de valvules, qui permettent seulement au liquide la marche d'arrière en avant. Les chambres ne se contractent pas en effet toutes à la fois, le mouvement se propage d'arrière en avant; le sang ainsi porté dans la première chambre du cœur, passe de là dans l'aorte, qui occupe toute la longueur du thorax; celle-ci s'infléchit dès son origine, va s'accoler au tube digestif et se termine sous le cerveau par un orifice

béant. Le sang s'écoule par là dans la cavité générale. Malgré l'absence de canaux nettement constitués et de voies directes, il

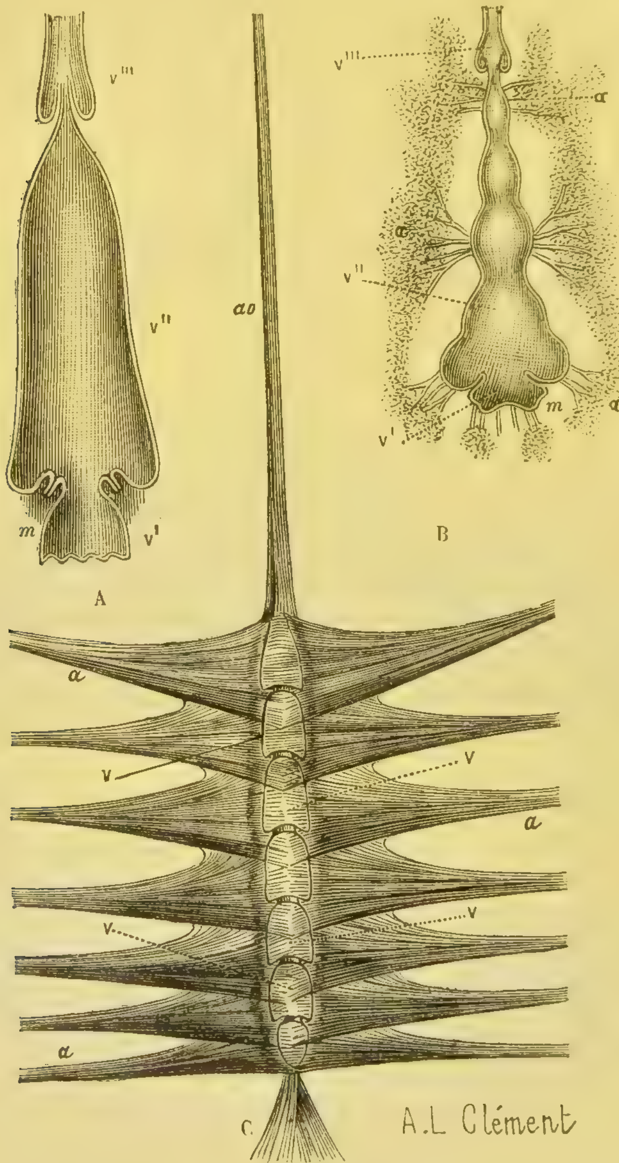


Fig. 228. — Circulation des Insectes : — A et B. Ventriculites ou chambres du vaisseau dorsal des onzième et douzième anneaux de la larve du *Chironomus plumosus*. A, diastole ; B, systole : — *v*I, première chambre ou ventriculite terminal ; *v*II et *v*III, deuxième et troisième chambre (Verloren). — C, vaisseau dorsal ou cœur du Cerf-volant (*Lucanus Cervus*) ; *ao*, aorte ; *v*, vaisseau dorsal proprement dit ; *a*, muscles aliformes (Newport).

y est soumis à des courants d'une rapidité et d'une régularité remarquables ; il est facile de s'en rendre compte *de visu* par l'examen de larves transparentes, notamment des larves d'Ephémères

étudiées par Carus, où on voit nettement les courants sanguins d'une parfaite constance.

La circulation est assurée par les contractions du cœur. Leur rapidité varie non seulement suivant les espèces, mais encore chez le même individu suivant le travail accompli. Chez un *Sphinx Ligustri*, le nombre des battements est au repos de 60 à 70 ; après un vol rapide, il s'élève à 150. Dans la larve du *Bombyx mori*, le cœur fait 30 pulsations par minute ; ce nombre se réduit à 18 dans la chrysalide, mais se relève à 60 chez le papillon.

La circulation est aidée surtout par les mouvements du diaphragme formé par les muscles aliformes ; il existe un autre diaphragme de constitution analogue disposé au-dessus de la chaîne nerveuse ventrale, qu'il enferme dans une sorte de sinus sanguin. Le sang est de la sorte poussé d'avant en arrière dans le sinus ventral, d'arrière en avant dans le cœur et le sinus péricardique ; il s'établit ainsi une sorte de cercle circulatoire. De plus, les muscles, en se relâchant, augmentent le sinus qu'ils limitent aux dépens de la cavité générale, et déterminent de la sorte, dans ces sinus, un appel de liquide, qui complète le parcours du sang à travers tout l'organisme (fig. 229).

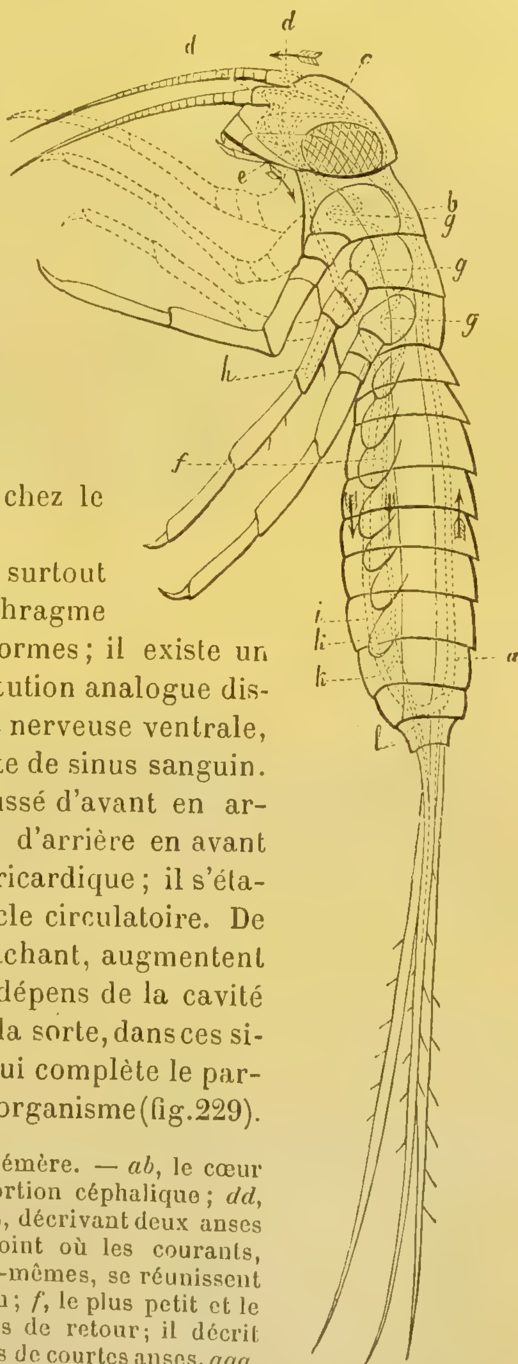


Fig. 229. — Circulation de l'Ephémère. — *ab*, le cœur ou vaisseau dorsal; *bc*, sa portion céphalique; *dd*, courants sanguins céphaliques, décrivant deux anses à la base des antennes; *e*, point où les courants, après s'être recourbés sur eux-mêmes, se réunissent pour retourner vers l'abdomen; *f*, le plus petit et le plus externe des deux courants de retour; il décrit ordinairement dans les hanches de courtes anses, *ggg*, qui parfois s'étendent jusqu'en *h*; *i*, le plus gros des deux courants de retour, le plus interne et le plus rapproché du côté ventral, avec lequel l'externe, *f*, se réunit en partie par des branches transversales, *kk*, et qui, probablement, reçoit ensuite les petits courants des soies caudales, *l*; ce courant interne, *i*, aboutit enfin au cœur avec le courant externe (Carus).

§ 8. — *Système nerveux.*

Le système nerveux des Arthropodes se présente sous la forme typique du système nerveux des Artiozoaires. Les cellules nerveuses se groupent en petits amas de forme variable, en *ganglions*, unis entre eux par des filets nerveux. Typiquement, chaque anneau contient, à sa partie ventrale, une paire de pareils ganglions, symétriques, mis en rapport par un filet transversal, nommé *commissure*. Chacun d'eux est uni au ganglion correspondant des deux paires voisines par des filets longitudinaux, nommés *connectifs*. Il existe ainsi une double chaîne ganglionnaire, courant le long du corps, au-dessous du tube digestif. Dans la région céphalique, existe, dans les types primitifs, un ganglion unique, l'*archicerebrum*, innervant les yeux et les antennes. Mais le plus souvent un certain nombre de ganglions de la chaîne ventrale viennent s'y souder, de façon à constituer un *syncerebrum*.

Dans tous les cas, ce *cerveau* placé au-dessus de l'œsophage est relié par un double connectif aux premiers ganglions de la chaîne ventrale. Il existe donc autour de l'œsophage un collier nerveux qu'on nomme le *collier œsophagien*.

Les ganglions cérébroïdes ne sont pas, comme on l'a vu plus haut, homologues d'une façon absolue dans toute la série des Arthropodes. Originairement, le cerveau est destiné à l'innervation des yeux et des organes sensoriels de la tête. C'est à cela que se borne son rôle chez les Insectes et les Myriapodes, dont les antennes sont peut-être, nous l'avons vu (p. 339), des productions spéciales de la partie préorale. Ces deux classes ont un archicérebrum.

Mais chez les Arachnides, ces ganglions innervent aussi les chélicères, et chez les Crustacés, les deux paires d'antennes. Or, ces différents organes sont des appendices modifiés, et on admet dans ce cas que le cerveau est formé de l'archicerebrum, auquel seraient venues s'ajouter une ou deux paires de ganglions postoraux. C'est un syncerebrum.

Système nerveux des Crustacés. — Tel est le système nerveux typique, on peut dire ancestral des Arthropodes. Il se rencontre à peu près conforme chez les représentants les plus anciens du type, chez les *Phyllopodes*. Le système nerveux de l'*Apus*, par exemple (fig. 230), est formé d'un nombre considérable de ganglions, correspondant au nombre des segments pourvus de pattes; ces ganglions sont espacés dans une même paire, et une double commissure les réunit; le système nerveux a ainsi la forme d'une échelle. Il offre de plus un caractère ancestral, que nous retrouverons dans les groupes primitifs d'autres embranche-

ments, notamment dans les types de Mollusques qui représentent les formes primitives. Les ganglions, au lieu de se présenter en petites masses nettement distinctes, ont la forme de bandelettes, qui se continuent avec les nerfs sans une ligne de démarcation tranchée. Les cellules ganglionnaires, au lieu de se concentrer en amas compacts bien distincts des nerfs, se répandent sur une assez grande longueur à la surface des filets nerveux.

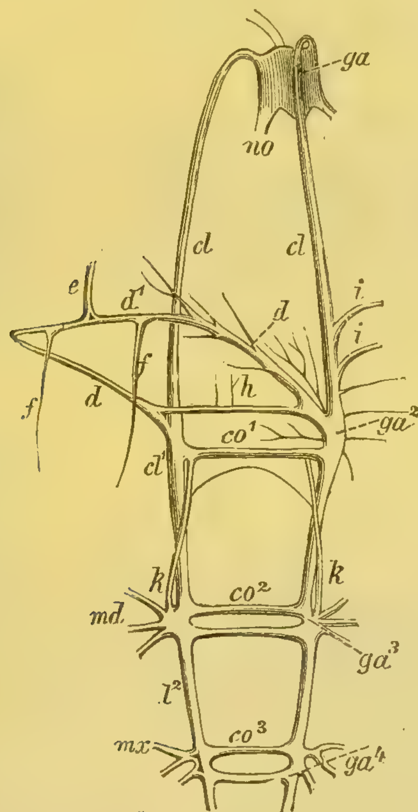


Fig. 230. — Partie antérieure du système nerveux d'*Apus cancriformis*, Schæf. — *ga*, ganglion cérébroïde ; *no*, nerf optique ; *ga*², ganglion sous-œsophagien ; *ga*³, g. de la première mâchoire ; *ga*⁴, g. de la seconde mâchoire ; *cl-cl*², connectifs longitudinaux ; *co*¹-*co*³, commissures transversales ; *d d*¹, anneau nerveux stomatogastrique, avec la commissure *h* : *e*, nerf pharyngien impair ; *ff*, nerfs de la lèvre supérieure ; *ii*, nerfs antennaires ; *kk*, nerfs d'union des commissures transversales ; *md*, nerfs de la première mâchoire ; *mx*, nerfs de la seconde mâchoire (ZADDACH).

Ces systèmes nerveux primitifs se distinguent donc par une infériorité notable dans la division du travail physiologique.

Le système nerveux des autres Crustacés se déduit très simplement du type général par trois séries de modifications principales :

1° Il peut y avoir une disparition pure et simple d'un certain nombre de ganglions. Cela correspond en général à la dégénérescence des segments auxquels ils correspondaient. Nous venons d'en voir un exemple dans l'*Apus*, où les segments apodes

n'ont pas de ganglions particuliers. De même chez les *Copépodes*

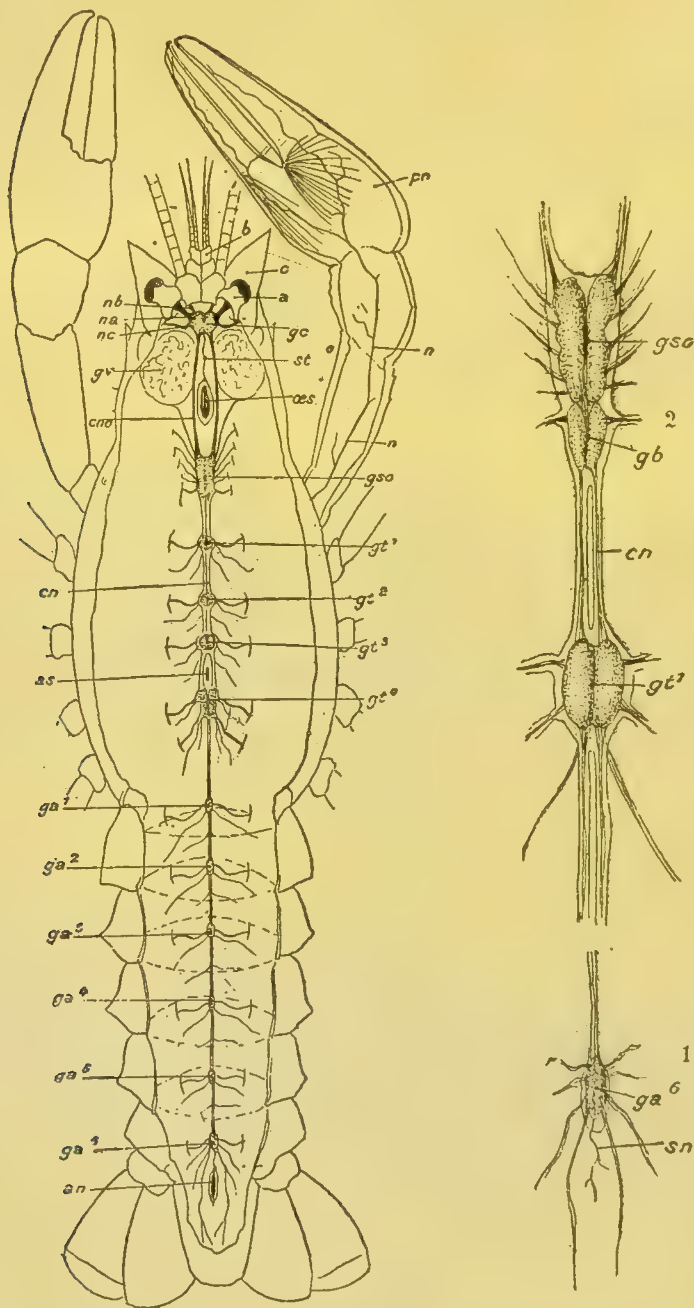


Fig. 231. — Système nerveux de l'*Astacus fluviatilis* : — *a*, œil; *b*, antennule; *c*, antenne; *gv*, glande verte; *œs*, œsophage; *an*, anus; *as*, artère sternale; *gc*, cerveau; *gso*, ganglion sous-œsophagien; gt^{1-4}, ganglions thoraciques; ga^{1-6}, ganglions abdominaux; *na*, nerf oculaire; *nb*, nerf antennulaire; *nc*, nerf antennaire; *cno*, collier œsophagien; *st*, stomatogastrique; *cn*, chaîne nerveuse. — 1, 2, portions extrêmes de la chaîne nerveuse sous-intestinale.

parasites, où les sens sont complètement émoussés, la disparition des yeux et des antennes entraîne une extrême réduction des

ganglions cérébroïdes, et le collier finit par être représenté par une simple commissure. Les *Cirripèdes* présentent les mêmes modifications. Chez les *Crabes*, l'abdomen est tout à fait rudimentaire, replié sous le céphalothorax, et ses appendices sont très réduits; aussi les ganglions abdominaux sont-ils à peu près nuls, et cette portion de la chaîne se réduit à un simple cordon nerveux médian, donnant çà et là des ramifications latérales paires. Chez les larves de ces animaux, qui ont un abdomen normal, les ganglions correspondants existent et ce n'est que plus tard qu'ils s'atrophient.

2° Il peut y avoir rapprochement et même coalescence dans le sens transversal, de façon à rapprocher et à réunir les deux séries de la double chaîne ventrale. Cette modification ne semble correspondre à aucun autre changement corrélatif. Dans des animaux appartenant à des groupes très voisins, les ganglions d'une même paire peuvent être éloignés de la ligne médiane, ou bien se toucher, ou encore se confondre en une seule masse, les connectifs restant distincts; enfin la coalescence peut être poussée à l'extrême, et la chaîne ganglionnaire se compose d'une seule corde à nœuds, impaire et médiane. D'ailleurs plusieurs de ces formes peuvent se présenter en même temps sur différentes parties de la chaîne nerveuse d'un même animal.

3° La coalescence des ganglions dans le sens longitudinal est plus importante. Elle est en rapport avec le degré de différenciation de l'animal. La coalescence des ganglions indique en effet une plus grande coordination des mouvements, une concentration plus nettement accusée, et un développement plus accentué de l'individualité. Aussi cette condensation s'accuse-t-elle, quand on passe par exemple de la larve à l'animal adulte. Tandis que les Langoustes ont seulement onze ganglions en une chaîne unique sur la ligne médiane, les Phyllosomes, leurs larves, en ont jusqu'à quinze paires, plus ou moins écartées. Quelques faits cependant sont à cet égard assez inexplicables. On comprend mal par exemple le degré extrême de concentration où arrive le système nerveux de certains Copépodes, qui se compose d'une masse unique traversée par l'œsophage. Mais en général c'est chez les types supérieurs que se manifeste la coalescence.

Le premier et le dernier ganglion de la chaîne sont toujours plus gros. Chez l'Écrevisse, qui mérite d'être plus spécialement étudiée (fig. 231), la chaîne commence par une masse unique, représentant au moins quatre paires de ganglions, qui correspondent aux anneaux buccaux (nerfs maxillaires et nerfs pédio-maxillaires); peut-être même doit-on y joindre le segment man-

dibulaire ; mais cela est douteux ; ce ganglion envoie bien un nerf à la mandibule, mais sur les longs connectifs du collier œsophagien, se trouvent deux ganglions unis par une commissure, les *ganglions connectivaux*. Ils envoient des nerfs aux mandibules, et ils paraissent devoir être regardés comme les ganglions mandibulaires, les premiers ganglions de la chaîne ventrale. Les cinq dernières paires de ganglions sont également soudées en une seule masse qui termine la chaîne nerveuse.

A mesure que l'on s'éloigne des Macrures typiques, pour aller vers les Brachyures, on voit la concentration s'effectuer. Dans un premier stade (Galathée, Pagure), un ganglion abdominal vient se joindre à la masse thoracique; puis (Porcellane) la chaîne ganglionnaire se raccourcit notablement, et se localise dans le thorax. Enfin, chez les *Brachyures* typiques la concentration atteint son maximum (1), comme on pouvait s'y attendre à voir le degré de coalescence que prennent les diverses parties du corps. La chaîne ventrale (fig. 232) se réduit en effet à une seule masse logée dans le céphalothorax et donnant des nerfs à tous les appendices; elle se termine par le filet nerveux abdominal dont nous avons déjà parlé. Quelquefois, on voit encore des sillons, traces de la soudure des ganglions, mais souvent la coalescence est complète, et la masse ganglionnaire ventrale ne présente d'autre solution de continuité qu'un orifice livrant passage à l'artère sternale; cet orifice disparaît à son tour chez le *Maïa*, dont le système nerveux présente le dernier terme de concentration.

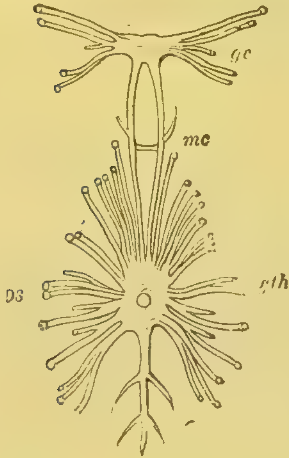


Fig. 232. — Système nerveux de Crabe. — *gc*, cerveau ; *mc*, commissure connectivale; *tgh*, ganglions thoraciques; *os*, orifice de l'artère sternale (Milne-Edwards).

Le système nerveux des Limules présente lui aussi des caractères évidents d'ancienneté. Les ganglions sont très indistincts, ainsi les ganglions céphalo-thoraciques ne sont pas isolés. Ils sont disposés en un cercle entourant l'œsophage, et paraissent tout d'une pièce. Seulement, une série de commissures transversales passant derrière l'œsophage traversent le cercle, et indiquent seules la présence d'autant de paires de ganglions mal définis. A la suite de ce cercle nerveux, se trouve une chaîne ventrale médiane, à ganglions très peu distincts, et ne pou-

(1) Bouvier. *Le système nerveux des Décapodes*, A. S. N., 7e série, t. VII, 1889.

vant se délimiter que grâce au double connectif qui les réunit.

SYSTÈME NERVEUX DES ARACHNIDES. — Le système nerveux du Scorpion est bien autrement différencié (fig. 233). Les ganglions y sont très nets et indiquent bien le degré de haute différen-

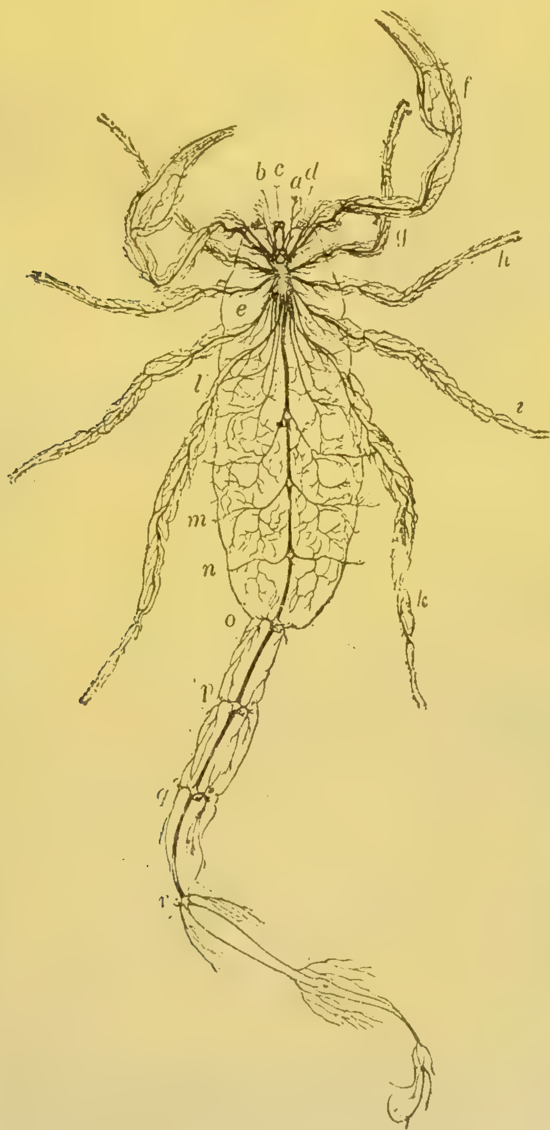


Fig. 233. — Système nerveux d'un Scorpion. — *a*, nerfs des chélicères; *b*, cerveau; *c*, nerfs des yeux principaux médians; *d*, nerfs des ocelles latéraux; *e*, masse ganglionnaire thoracique; *fghik*, nerfs des appendices; *l-r*, nerfs des somites abdominaux (NEWPORT).

ciation où sont parvenus ces animaux, issus des Limules, mais bien plus élevés en organisation. La netteté de la segmentation du corps a son contre-coup dans le système nerveux. La chaîne nerveuse est très longue, et, en arrière du ganglion céphalothoracique constituant une masse unique, se développe une longue

corde médiane, présentant un ganglion dans chaque anneau de l'abdomen et du postabdomen.

En partant du Scorpion, on peut suivre, dans la série où se développe progressivement la céphalisation, les degrés successifs de la concentration du système nerveux. Chez les *Pédipalpes*, la chaîne abdominale

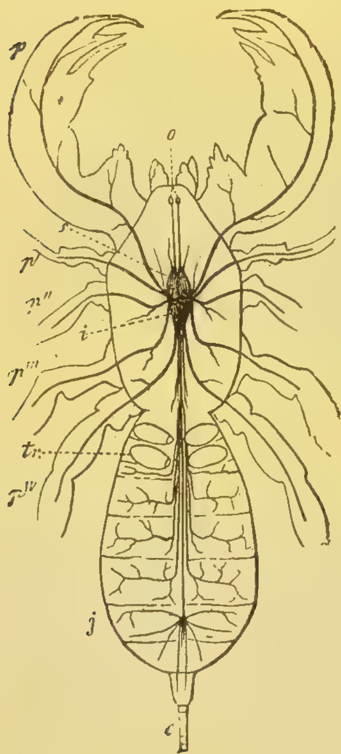


Fig. 234. — Système nerveux de Thélyphone. — *s*, cerveau; *o*, nerfs des yeux principaux; *i*, masse ganglionnaire thoracique; *j*, ganglion abdominal unique; *p*, nerfs des pattes mâchoires; p', p'', p''', p'''', nerfs des pattes ambulatoires (E. Blanchard).

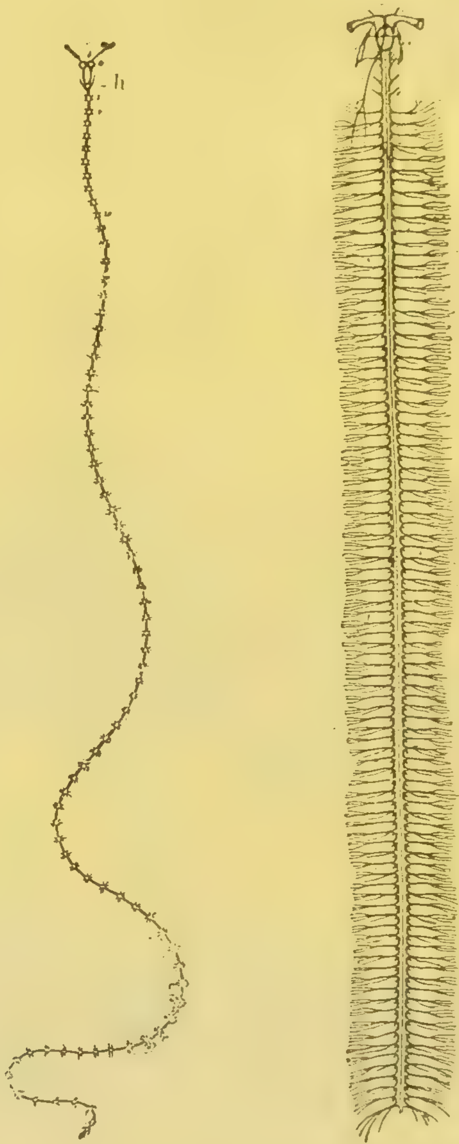


Fig. 235. — Système nerveux des Myriapodes. — A, *Himantarium subterraneum*. — B, *Julus terrestris*: — *a*, nerf antennaire; *b*, cerveau; *c*, lobes optiques; *d*, épanouissement du nerf optique; *l*, nerf vague; *m*, ganglions viscéraux; *g*, collier œsophagien; *h*, ganglion sous-œsophagien (Newport).

(fig. 234) n'a plus que des ganglions rudimentaires, et chez les *Araignées* elle se réduit à un gros cordon médian, terminé au niveau du pédoncule abdominal par un ganglion, innervant à lui

seul tout l'abdomen, par les ramifications de deux grands nerfs très écartés l'un de l'autre.

Chez les Myriapodes, la régularité de la disposition des anneaux se manifeste aussi dans la chaîne ventrale, composée de ganglions nombreux, et très uniformes, souvent coalescents sur la ligne médiane. Mais tandis que, chez les Chilognathes (fig. 235 A), ils sont bien nets et très distinctement séparés, chez les Chilopodes (fig. 235 B), plus primitifs à tant d'égards, ils sont tout à fait indistincts, et se manifestent comme de petits renflements à peine sensibles.

Enfin chez les Insectes (fig. 236), la plus grande variété se rencontre; les ganglions y sont toujours extrêmement nets; mais leur groupement est tellement variable, qu'il est difficile d'en donner même les traits généraux; il est constant dans quelques ordres, mais dans d'autres varie à l'infini. On peut cependant énoncer les lois suivantes :

1° Les ganglions sous-intestinaux sont de trois sortes : le premier d'entre eux innerve les pièces buccales; c'est le *ganglion sous-œsophagien*. Il ne se soude que très rarement aux suivants ; les autres se divisent en *ganglions thoraciques* innervant les membres, et en *ganglions abdominaux* placés dans l'abdomen.

2° Les ganglions d'une même paire sont soudés en une seule masse.

3° C'est chez les larves que l'on voit la centralisation la moins grande (larves de *Coléoptères* et d'*Hyménoptères*). Il existe jusqu'à douze ganglions ventraux.

4° Il résulte de là que dans le passage de la larve à l'état adulte, il y a concentration des ganglions dans le sens longitudinal. Cependant cette loi souffre quelques exceptions; chez les larves de Diptères, par exemple, il existe un seul ganglion ventral, et ce nombre augmente à l'état adulte.

5° Les ordres dans lesquels la concentration est poussée le plus loin sont les *Diptères* et surtout les *Hémiptères* (fig. 236). Dans les premiers, les ganglions abdominaux, parfois au nombre de six, peuvent se réduire à un, qui reste toujours logé dans l'abdomen. Chez la *Sarcophaga* et chez les Hémiptères, le ganglion unique résultant de la fusion de tous les ganglions abdominaux émigre dans le thorax, et un connectif parfois très court l'unit à une autre masse ganglionnaire, représentant tous les ganglions thoraciques. C'est le maximum de concentration.

6° En raison du développement des facultés intellectuelles dont le siège est le ganglion cérébroïde, celui-ci présente chez les Insectes une complication remarquable, surtout chez les Hymé-

noptères, qui sont les plus intelligents (1). Il se subdivise en lobes

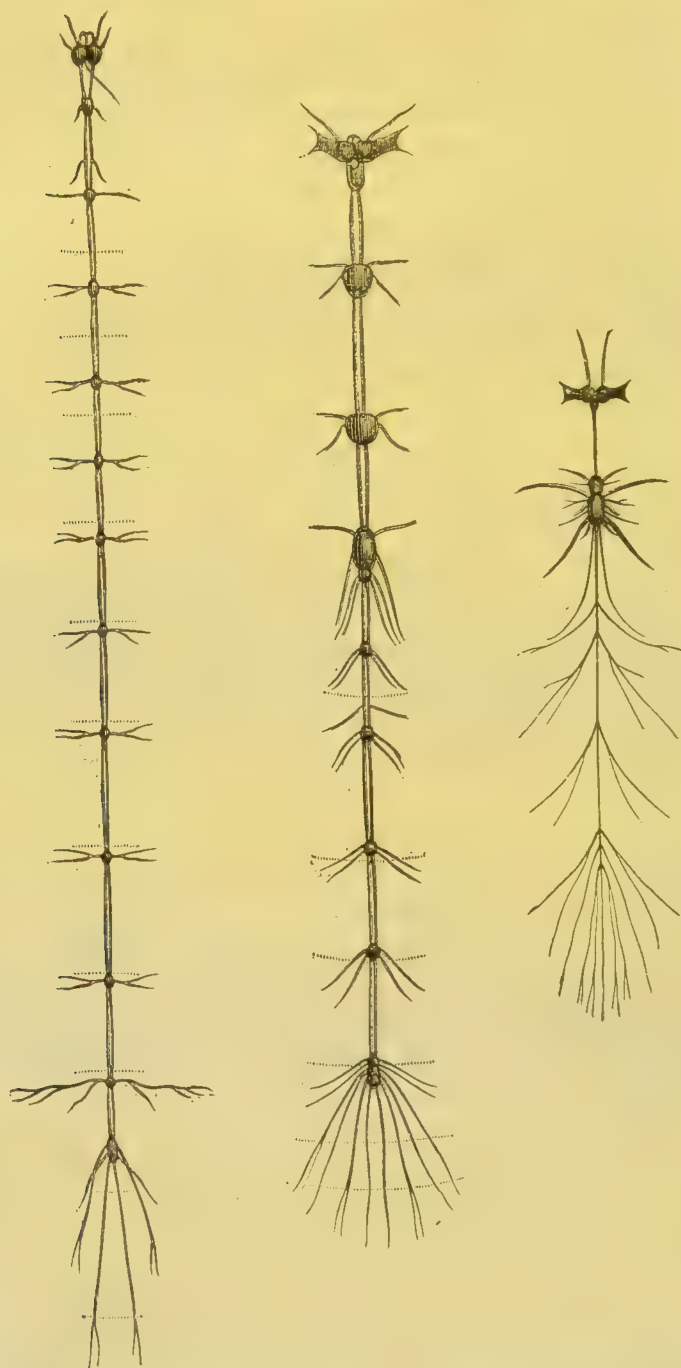


Fig. 236. — Système nerveux des Insectes. — A, Larve de *Tenebrio*. — B, *Tenebrio* adulte. — C, *Musca* adulte (KUNCKEL).

secondaires dont les principaux sont les *ganglions optiques*, les

(1) DIETL, Z. W. Z., t. XXVII, 1877. — FLAGEL, *id.*, t. XXX, 1876. — BERGER, *Arb.*, *Wien.*. t. I, 1878. — VIALLANES, A. S. N., 1888.

lobes antérieurs qui innervent les antennes, et des *corps pédonculés* qui semblent être le siège des fonctions psychiques et qu'on a comparés aux circonvolutions cérébrales. Les éléments nerveux sont disposés comme chez les Vertébrés : les cellules extérieurement, les filets nerveux à l'intérieur.

Système nerveux des Protrachéates. — Le système nerveux du *Péripate* se distingue de tous ceux que nous venons d'étudier par ses caractères essentiellement archaïques. On n'y trouve aucun ganglion nettement séparé des nerfs. Le ganglion cérébroïde donne deux bandelettes nerveuses longitudinales, qui courent parallèlement l'une à l'autre, mais sont notablement écartées. De nombreuses commissures ventrales vont transversalement de l'une à l'autre ; mais en outre, d'autres filets les réunissent dans tout leur trajet, en passant au-dessus du tube digestif. Ces derniers, longtemps pris pour des commissures nerveuses, ne sont que des tractus fibreux conjonctifs. Les nerfs latéraux partent isolément d'un point quelconque des bandelettes nerveuses, ou même des commissures transversales.

Système nerveux viscéral. — Au système nerveux général se rattache un autre système, connu sous le nom de *système viscéral* et qu'on peut diviser en *stomatogastrique* et *sympathique*.

Ces deux systèmes sont particulièrement développés chez les *Insectes*, qui ont été le mieux étudiés à cet égard, et qui vont nous servir de type.

Le *stomatogastrique* préside spécialement à l'accomplissement du travail digestif. Il se compose : 1° d'un *ganglion frontal* triangulaire, placé en avant du cerveau, et donnant en arrière un *nerf récurrent* qui court tout le long de l'œsophage, et présente sur son trajet deux autres ganglions, distribuant des nerfs à l'œsophage et à l'estomac.

2° De deux nerfs symétriques, présentant chacun deux renflements ganglionnaires : l'un antérieur (g. cardiaque), l'autre postérieur (g. trachéen). Ils donnent des nerfs : le premier au vaisseau dorsal, le second aux trachées antérieures.

Des filets anastomotiques réunissent ces derniers nerfs au nerf récurrent.

Ce stomatogastrique est en relation avec le ganglion cérébroïde par les filets nerveux qui vont de ce dernier au ganglion frontal et aux ganglions cardiaques.

Le *système sympathique* est destiné à l'innervation de l'appareil respiratoire ; il se compose d'un cordon médian accompagnant la chaîne nerveuse, et placé au-dessus d'elle. Au niveau de chaque ganglion, il se divise en deux branches, qui, après s'être

renflées en ganglions, vont s'unir d'une façon variable aux nerfs latéraux correspondants. Elles innervent les trachées et les muscles des stigmates.

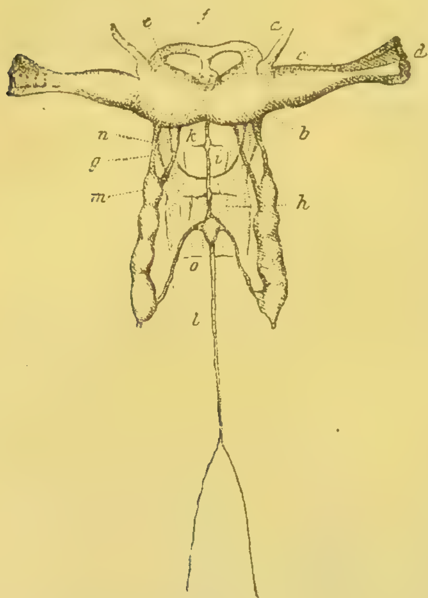


Fig. 237. — Système nerveux stomatogastrique de *Julus terrestris*. — *a*, nerf antennaire ; *b*, cerveau ; *c*, lobes optiques ; *d*, épanouissement du nerf optique ; *e*, nerf reliant le cerveau au ganglion frontal ; *f*, g. frontal ; *g*, collier œsophagien ; *h*, g. sous-œsophagien ; *k*, nerf récurrent ; *i*, premier g. ; *o*, deuxième g. de ce nerf ; *l*, n. vague ; *m*, g. viscéraux reliés au cerveau par le connectif *n*. (Newport).

Ces diverses parties se retrouvent plus ou moins modifiées dans les autres classes d'Arthropodes, au moins pour le stomatogastrique.

Le système sympathique n'a été vu que bien rarement, soit qu'il n'existe réellement pas, soit qu'il ait été incomplètement étudié.

Chez les *Crustacés* en particulier, le système stomatogastrique tire son origine des ganglions sous-œsophagiens et des ganglions connectivaux qui leur correspondent ; il se compose d'un nerf médian superposé au tube digestif et présentant des renflements ganglionnaires, et des nerfs latéraux, ceux-là très réduits.

On a décrit aussi chez un certain nombre d'Isopodes un système sympathique accompagnant la chaîne nerveuse. Mais ses fonctions et beaucoup de détails de structure restent encore assez obscurs.

§ 9. — *Organes des sens.*

A. — Organes de la vue.

Les yeux des Arthropodes se présentent sous une forme très spéciale, qui a été étudiée avec beaucoup de soin et a donné naissance à d'importants travaux (1).

Ils se présentent sous deux états fort différents et qu'il importe tout d'abord de distinguer :

(1) Grenacher. *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden*. Göttingen, 1879. — Patten, *Eyes of Molluscs and Arthropods*, M. Neapel, t. VI, 1886. — Jourdan. *Les sens chez les Animaux inférieurs*. Paris, 1889.

1° Les yeux *impairs*, *internes*, à la formation desquels le tégument ne prend aucune part;

2° Les yeux *pairs*, *hypodermiques*, de beaucoup les plus répandus.

I. Étude des yeux internes. — Les premiers doivent être considérés comme représentant un organe ancestral qui a certainement appartenu au prototype des Arthropodes. On le retrouve,

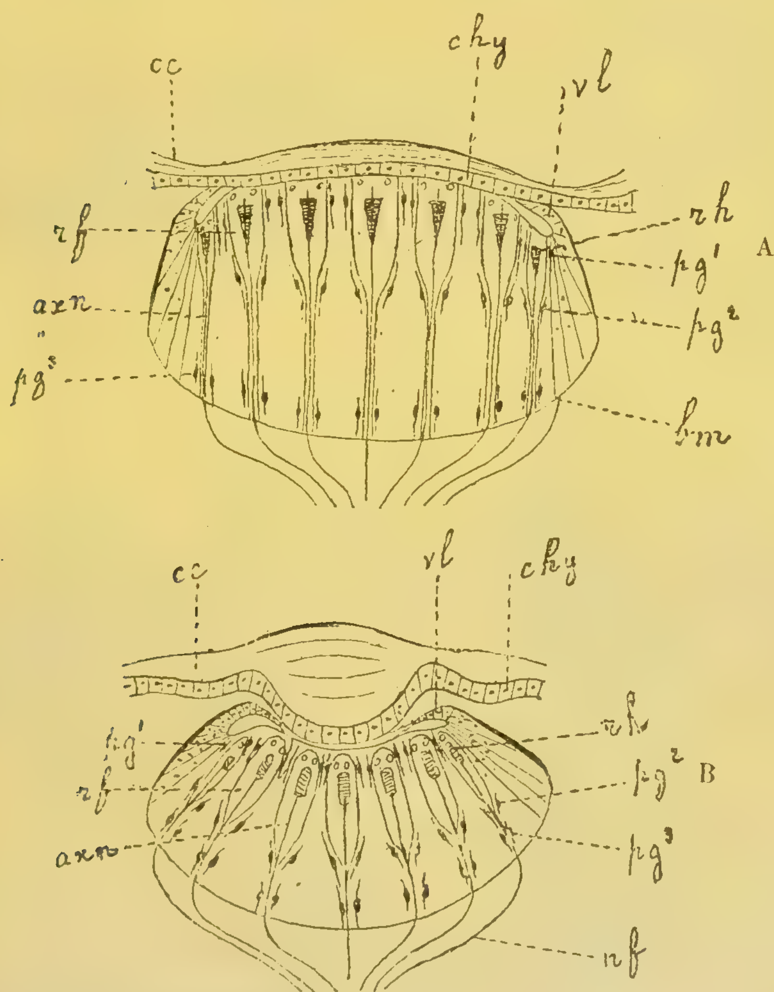


Fig. 238. — A, Coupe schématique d'un œil composé. — B, coupe schématique d'un œil postérieur d'Araignée : — *cc*, lentille cuticulaire; *chy*, hypoderme cornéen; *vl*, couche cellulaire vitrée ; *rf*, rétinophores; *rh*, bâtonnets ou cônes cristallins ; *axn*, nerf axial; *nf*, fibres nerveuses; *pg*¹⁻³, premier, second, troisième cycles de cellules pigmentées *bm*, membrane basale (Patten).

en effet, dans toutes les larves des Crustacés, chez le Nauplius notamment, et il persiste chez le plus grand nombre des *Entomostracés*, soit bien développé, soit à l'état rudimentaire.

Chez les *Copépodes*, il existe presque toujours seul. Il est

formé de grosses cellules, recevant les fibrilles du nerf optique, et entourées de pigment. Elles sont très généralement disposées en trois groupes contigus, l'un impair ventral, les deux autres symétriques, situés dorsalement. Chez le *Branchipus*, le nerf de chaque groupe est distinct.

Cette disposition donne très fréquemment à la tache pigmentaire de l'œil la forme d'un X, qui avait frappé depuis longtemps les anatomistes.

ETUDE GÉNÉRALE DES YEUX HYPODERMIQUES. — Les yeux qui forment la seconde catégorie sont toujours en contact avec le tégument. Les cellules hypodermiques qui les recouvrent conservent, comme partout ailleurs, la propriété de sécréter une cuticule. Mais celle-ci, absolument dépourvue de pigment, devient tout à fait transparente. Quelquefois elle passe au-devant des cellules visuelles sans se modifier, mais, le plus souvent, elle s'épaissit et forme une lentille bombée au moins au côté interne, généralement même biconvexe; cette lentille joue le rôle du cristallin des Vertébrés et des Mollusques, sans lui être aucunement comparable au point de vue morphologique (fig. 238, B).

Deux cas peuvent se présenter :

Les plateaux cuticulaires dus aux diverses cellules du groupe peuvent se souder en une lentille compacte unique pour tout l'organe. Ou bien, au contraire, les plateaux cuticulaires restent distincts et forment devant chaque élément de l'œil une lentille spéciale. Dès lors, l'œil présente extérieurement une multitude de facettes (1). De là le nom d'*yeux composés*, sous lequel on a depuis longtemps désigné cette dernière catégorie d'organes, par opposition aux *yeux simples*, munis d'une cornée unique.

En réalité, ce sont là des variations qui n'ont que peu d'importance. D'après Patten, elles n'influent pas sur la structure fondamentale de l'œil, qui reste toujours la même.

Un œil d'Arthropode est formé toujours par la réunion d'un certain nombre de parties constituantes, qu'on peut appeler des *ommatidies* (fig. 239).

Deux espèces d'éléments entrent dans la composition d'une ommatidie :

1° Des éléments rétiniens;

2° Des éléments hypodermiques.

a) Les éléments rétiniens forment pour chaque ommatidie un

(1) Le nombre de ces facettes a pu être estimé approximativement. Voici quelques-uns des chiffres qui s'y rapportent :

Fourmi.	1 100	Mouche.	4 000	Libellule.	12 500
Papilio.	17 300	Hanneton.	8 820	Mordelle.	25 000

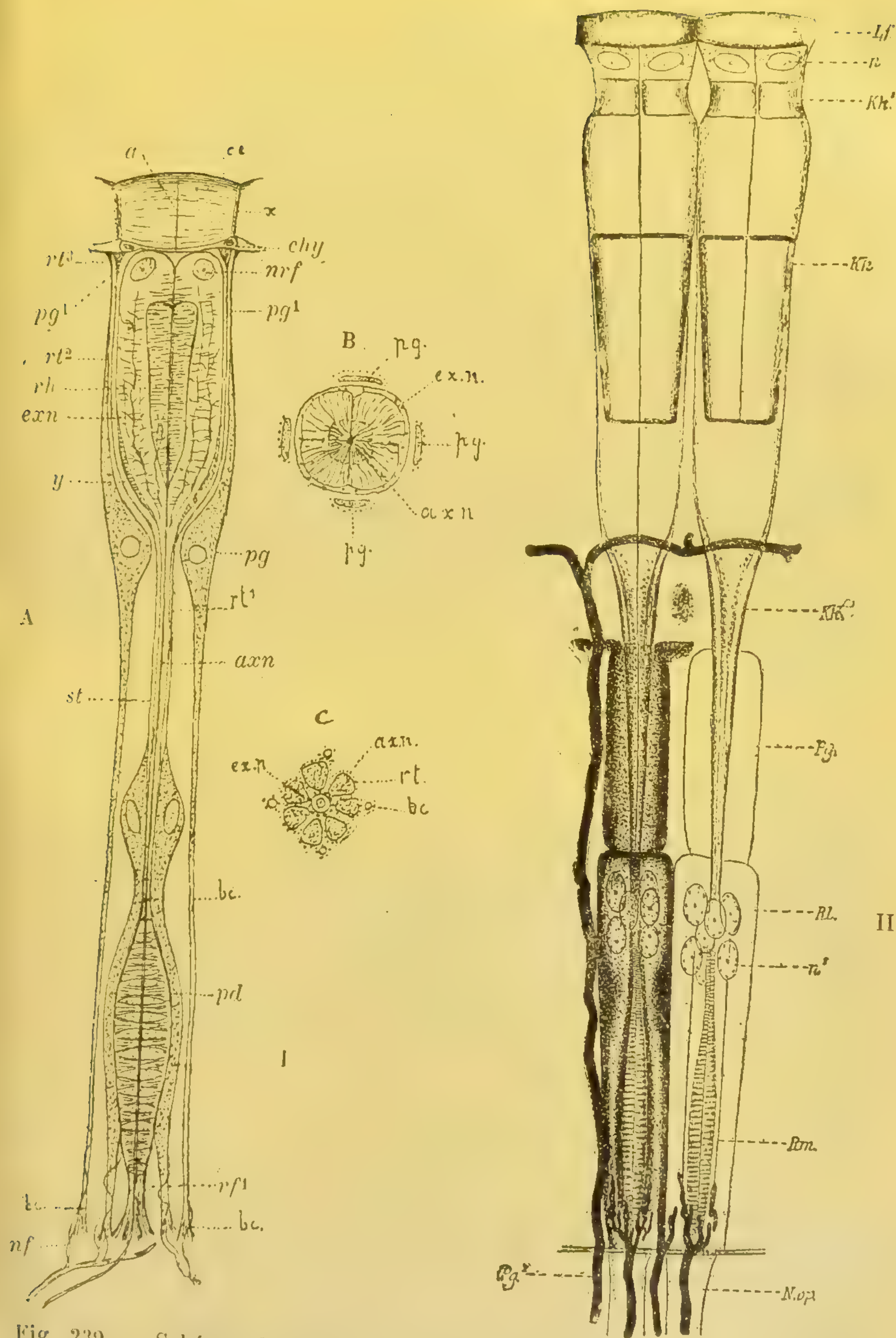


Fig. 239. — Schéma d'un élément rétinien (ommatidie) d'un œil d'Arthropode. — I, d'après PATTEN; II, d'après GRENACHER. — A, *cc*, cuticule cornéenne; *x*, limite de séparation des facettes adjacentes; *a*, séparation entre les moitiés de chaque facette; *chy*, hypoderme cornéen; rf_1, extrémités internes des rétinophores; *pd*, leur pédicule; *st*, leur style; *nrf*, leur noyau; *y*, épaississement qui existe parfois aux parois externes du calice; *nf*, fibre nerveuse; *axn*, fibre axiale; *exn*, réseau des fibres nerveuses externes; *rh*, retinidium, réseau de fibres internes (= cône des auteurs); *pg*, pg^1, rétinules (cellules pigmentaires); rt^1, rt^2, rt^3, prolongements hyalins des rétinules; *bc*, prolongements basilaires. — B. Coupe transversale au niveau *rh*. — C. Coupe transversale par le milieu du style. II, deux yeux élémentaires de *Palæmon squilla* : *lf*, facette ou cornéule; *n*, noyaux de Semper; K*k'* masse fortement réfringente; K*k*, cône cristallin; K*k"*, extrémité inférieure du cône cristallin; P*g* et Pg^1, éléments pigmentaires; R*l*, rétinule; *n'* ses noyaux; R*m*, rhabdome; N*op*, nerf optique.

groupe dont la constitution est la même dans chaque type, et dont on peut donner la description suivante :

1° Au centre se trouvent des cellules hyalines (généralement 4, 5 ou 7, 8 ou 10 chez les *Limules*), les *rétinophores* (fig. 239, I, *rf*[1], *st*, *nrf*), disposées en cercle autour d'un axe commun. Ces rétinophores, réduits à un mince filet (*st*) dans leur portion moyenne, présentent deux renflements, l'un à la base, le *pédicule* (*pd*) (*rhabdome* de Grenacher), l'autre au sommet, constituant le *calice*.

Au centre du groupe des rétinophores se trouve, du côté de la base, un canal. C'est là que passe le *nerf axial*, fibrille du nerf optique. Arrivé au commencement du calice, les parois du canal disparaissent, les rétinophores s'ouvrent au passage du nerf, qui s'y résout en fibrilles (*exn*). Celles-ci forment au centre du calice un groupe spécial (groupe de fibrilles internes) ; de telle sorte que cette portion du calice se différencie ; on peut la désigner sous le nom de *cône* (*rh*).

En définitive, les rétinophores sont les éléments sensibles de l'œil.

2° Autour des rétinophores se trouvent d'autres cellules, les cellules pigmentaires, ou *rétinules* (*pg*, *pg*[1]). Elles sont disposées en deux groupes, l'un interne, l'autre externe, et chacune occupe toute la longueur de la rétine. Mais le pigment est localisé en un point, au corps de la cellule. C'est là que se trouve le noyau. Les rétinules internes ont leur corps placé un peu au-dessus du pédicule. C'est là que se trouve le pigment, qui se prolonge aussi tout autour de ce dernier renflement. Le reste de la cellule est formé par des prolongements hyalins extrêmement effilés. Les rétinules externes, au contraire, ont leur noyau à la base du calice, et le pigment forme une gaine tout autour de ce dernier (*pg*). Le reste de la cellule est aussi formé de prolongements hyalins.

b) Au-dessus de ce groupe rétinien, se trouve un groupe cornéen, de nature hypodermique (*chy*). Les cellules, désignées sous le nom de *cellules de Semper*, sont rejetées sur le côté et peuvent parfois (*Galathea*) avoir à régler, à la façon d'un iris, la quantité de lumière. Mais leur rôle essentiel est de former la *cornéule*, lentille cuticulaire réfringente jouant le rôle du cristallin (*x*).

La seule différence, nous le répétons, entre les yeux simples et les yeux composés est que dans les premiers, l'œil a une cornée générale, sous forme d'une lentille qui recouvre à la fois toutes les ommatidies, tandis que dans le second chaque ommatidie a sa cornée spéciale.

La théorie de Patten, que nous venons d'exposer, diffère de

celle de Grenacher, que l'on trouve dans les traités classiques. Pour cet auteur, les éléments rétiniens se limiteraient au rhabdome, ou pédicule; le cône ne serait qu'une production cuticulaire, sécrétée par une cellule spéciale, et jouant le rôle d'appareil dioptrique. La figure 239, II, rend compte de cette théorie, qu'elle explique suffisamment.

Les rétinophores sont les cellules terminales des fibres du nerf optique. Celui-ci part du cerveau, et présente sur son trajet deux ganglions : le ganglion optique, et, à la base même de l'œil, le ganglion rétinien.

Yeux des Crustacés. — A part les Copépodes, il existe typiquement, dans tous les groupes de Crustacés, deux yeux symétriques hypodermiques. Ils sont en général localisés sur la tête. Les genres *Euphausia* et *Thysanopoda* font seuls exception à cette règle. Ils présentent, comme nous l'avons déjà vu, en différents points du corps, des organes entièrement semblables à des yeux, et qui avaient été décrits par Sars comme étant simplement des organes lumineux. Chez les premiers, ils sont au nombre de dix, placés, deux derrière les yeux, quatre sur le céphalothorax et quatre sur la ligne médiane des quatre premiers anneaux de l'abdomen. Le *Thysanopoda norvegica* n'en a que huit, dont quatre placés, sur les hanches de la deuxième et de la septième paire de pattes, et quatre placés sur la ligne médiane, entre les pattes natatoires. Patten leur a trouvé la même constitution qu'aux yeux ordinaires, et ces organes réunissent très certainement les deux facultés de voir et d'éclairer.

Les organes de la vue manquent dans beaucoup d'espèces parasites (*Cirripèdes*, *Copépodes*) et chez quelques Crustacés souterrains ou sous-marins.

La faune abyssale, qui est soumise à des conditions de lumière tout à fait spéciales, nous offre à cet égard une foule de variations intéressantes.

Chez les Crustacés qu'elle renferme, le développement de l'œil peut prendre des directions tout à fait opposées : ou bien l'œil s'agrandit énormément (*Cystisoma*), de façon à percevoir jusqu'à la moindre trace de rayons lumineux émanés des animaux phosphorescents, par exemple (fig. 240) ; ou bien au contraire les yeux sont tout à fait rudimentaires (*Polycheles*, *Willemoësia*, *Pentacheles*), ou manquent totalement. Les pédoncules oculaires peuvent parfois encore persister; mais la place des yeux n'est plus représentée que par une saillie sans facettes.

Une espèce, le *Cymonomus*, présente tous les passages. A une faible profondeur, il présente des yeux normaux; ceux-ci dispa-

raissent à 200 mètres. A 1,000 mètres, leur pédoncule oculaire, qui avait gardé sa forme primitive, se termine en pointe et sert d'organe de défense.

Tous ces animaux sont peu nageurs et restent enfouis dans la vase, attendant qu'une proie passe à leur portée. Les Crustacés nageurs, qui vont à la recherche de leur proie, peuvent être aussi privés d'organes sensoriels. Aussi très fréquemment les appendices tactiles prennent un développement énorme, pour remplacer les organes de la vue.

Chez le *Nematocarcinus*, les deux fouets des antennes internes et le fouet intérieur des antennes externes deviennent plus longs que le corps; les pattes s'allongent démesurément. La dernière ou les deux dernières paires de pattes (*Hopalopoda*) cessent de servir à la marche et deviennent tout à fait semblables à des antennes.

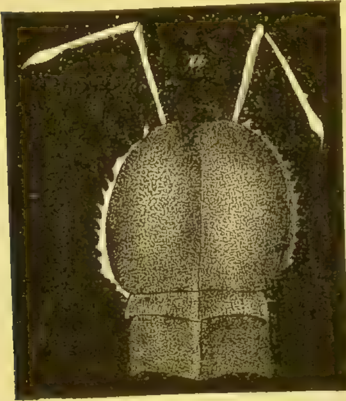


Fig. 240. — Tête de *Cystisoma Neptuni*, avec ses yeux démesurément développés. Dragué par le *Challenger* à 2180 mètres.

A part les types que nous venons d'étudier, les CRUSTACÉS ont toujours *deux* yeux, en général écartés l'un de l'autre. Ils peuvent dans certains cas se rapprocher sur la ligne médiane, jusqu'au point de se fusionner, comme cela a lieu chez les *Cladocères*, les *Cumacés* et un grand nombre d'*Ostracodes*.

Les premiers présentent en outre un fait assez curieux. Il se développe au-dessus de l'œil un repli cutané, qui le recouvre complètement, mais en reste séparé par un espace assez considérable. Lorsque le repli s'est soudé de l'autre côté au tégument, l'œil est devenu interne, et l'espace primitivement situé entre lui et le repli cutané se met en communication avec l'appareil vasculaire. L'œil se trouve dès lors entouré par un sinus sanguin. Mais il ne faudrait pas, on le voit, confondre cet organe avec les yeux internes, étudiés au début. Un grand nombre d'yeux, au lieu d'être sessiles et immobiles, sont portés au sommet d'un pédoncule susceptible de mouvement. Ce fait se présente chez les *Daphnies*, chez le *Branchipus*, parmi les *Phyllopodes*, chez les *Tanaïs*, parmi les *Edriophthalmes*, et chez tous les *Podophthalmes*.

Dans le *Gonoplax rhomboïdes*, ces pédoncules insérés tout près de la ligne médiane, atteignent le bord de la carapace.

On avait autrefois considéré ce pédoncule oculaire comme un

membre modifié, mais cette hypothèse n'est plus soutenue aujourd'hui, l'embryogénie ayant démontré qu'il ne naît pas comme un appendice. La mobilité est un caractère secondaire et la zone articulaire ne se produit qu'assez tardivement.

Les yeux ne présentent de cuticule à facettes que dans les *Malacostracés ;* dans les autres Crustacés, la cuticule est simplement épaissie.

Au point de vue histologique les yeux peuvent varier :

1° par le nombre des ommatidies (1 chez les *Corycœus*, 4 chez *Asellus*, 20 chez le *Porcellio*, un très grand nombre chez les Podophthalmes) ;

2° par le nombre des rétinophores et des rétinules de chaque ommatidie. (Exemples : Décapodes : 7 rétinules, 4 rétinophores ; Isopodes : 7, 2 ; Amphipodes : 5, 2 ; Schizopodes : 4, 2 ; Branchiopodes : 5, 4 ; etc., etc.).

Yeux des Arachnides. — Le nombre des yeux chez les Arachnides varie de 2 (Acariens) à 12. Ils ne manquent que chez les *Linguatules*, et chez quelques *Acariens*. Les *Scorpions* sont les mieux partagés à cet égard. Ils possèdent 2 yeux rapprochés sur la ligne médiane et, en outre, un groupe de 2 à 5, près de chacun des bords du céphalothorax.

Chez les *Aranéides*, il en existe toujours 8, placés sur le devant du céphalothorax ; leur disposition varie suivant le genre de vie de l'animal. Épars chez ceux qui mènent une vie errante, ils se concentrent au contraire en un groupe compact, chez ceux qui habitent dans des trous d'où ils épient leur proie.

A part les Acariens qui possèdent des yeux à facettes, les Arachnides ont tous des yeux à cornées lisses. Ils ont été longtemps considérés, sous le nom d'*ocelles*, comme tout à fait différents des yeux composés. La cuticule forme au-dessus de l'œil une lentille unique, assez fortement biconvexe (fig. 238 B). La structure intime de la rétine est la même que dans les Crustacés. Mais la disposition diffère un peu. La rétine se creuse en effet en forme de sac. Il se forme alors entre sa surface et la cuticule un espace lenticulaire. Celui-ci est rempli de cellules transparentes, qui forment un second milieu réfringent au-devant de l'œil ; on l'a assimilé au cristallin. Pour Grenacher, ces cellules sont de même nature que les cellules rétiniennes. Ce seraient les éléments des bords de la coupe qui, privés de leur pigment, se seraient allongés et rabattus horizontalement vers la partie centrale, de façon à s'interposer entre la rétine et la cornée. Pour Patten au contraire, ce corps serait formé par les cellules hypodermiques qui auraient pris un grand développement. L'œil simple des Arachnides ne

diffère en somme pas fondamentalement de l'œil des autres Arthropodes. Toutefois les ommatidies sont plus simples et ne comprennent que deux rétinophores soudées et fusionnées ; ils se rapprochent à ce titre de ce que nous montreront les Mollusques.

Yeux des Myriapodes et des Insectes. — Les Myriapodes, sauf la *Scutigera*, qui a des yeux à facettes, ont tous des yeux simples ou *ocelles*, pareils à ceux des Arachnides. Ils sont souvent nombreux et se réunissent parfois en groupes assez étendus.

Enfin chez les *Insectes*, il existe toujours deux yeux à facettes, placés de chaque côté de la tête, et tout à fait semblables à ceux des Crustacés supérieurs. Les seules exceptions sont les *Collemboles* (*Podura*), les *Aphaniptères* et les *Anoploures*, qui n'ont que des ocelles. Ceux-ci se retrouvent également dans les larves des Insectes à métamorphoses complètes. Très fréquemment, les deux espèces d'yeux coexistent, et, entre les yeux à facettes latéraux, on aperçoit trois petits ocelles disposés en triangle sur le milieu du front. C'est ce qu'on voit par exemple chez les Hyménoptères.

Ces diverses sortes d'yeux se ramènent à ceux que nous avons déjà étudiés et ne demandent pas de nouvelles descriptions.

B. — Organes auditifs.

Les organes auditifs des Arthropodes ne sont encore qu'imparfaitement connus. On ne les a découverts avec certitude que dans les Crustacés et les Insectes, et même dans un petit nombre de types appartenant à ces deux classes.

Ces organes, très différents à tous égards dans les divers types, peuvent se ranger en trois classes distinctes :

1° Les uns consistent en une vésicule close ou en communication avec l'extérieur, et contenant des corpuscules solides, les *otolithes*, qui mis en mouvement sous l'influence des vibrations sonores, viennent frapper contre des poils qui tapissent la vésicule, et qui sont les terminaisons nerveuses du nerf auditif ;

2° Dans un second type, les vibrations sonores sont transmises à une membrane tendue comme un tympan, et cette membrane ainsi mise en mouvement vient frapper contre les terminaisons nerveuses, qui sont placées immédiatement derrière elle ;

3° Enfin, suivant certains anatomistes, il existerait sur divers points du corps des poils auditifs, tels que chacun d'eux est mis en vibration par un son déterminé. On aurait ainsi un appareil d'analyse donnant la notion de hauteur des différents sons.

Chez les Crustacés c'est le premier type qui se rencontre seul.

La vésicule auditive, l'otocyste, est en général placée dans l'article basilaire de l'antennule (fig. 241). C'est là qu'on la trouve dans la majeure partie des Malacostracés. Mais elle peut être placée ailleurs, comme le prouve l'exemple classique des *Mysis*, dont les otocystes sont placés dans les lamelles caudales internes.

Ces otocystes sont tantôt complètement fermés (*Palæmon*, *Homarus*), tantôt en communication ouverte avec l'extérieur (*Astacus*), sans qu'on puisse établir de règle à cet égard. Dans le premier cas, l'otocyste contient des otolithes sécrétées par l'animal; dans le second, celles-ci sont remplacées, croit-on, par de petits grains de sable, qui y auraient pénétré par l'ouverture.

La vésicule est tapissée intérieurement par un revêtement de poils spéciaux, les poils auditifs, sur lesquels viennent frapper les otolithes vibrant. Ces poils, au lieu de s'insérer directement

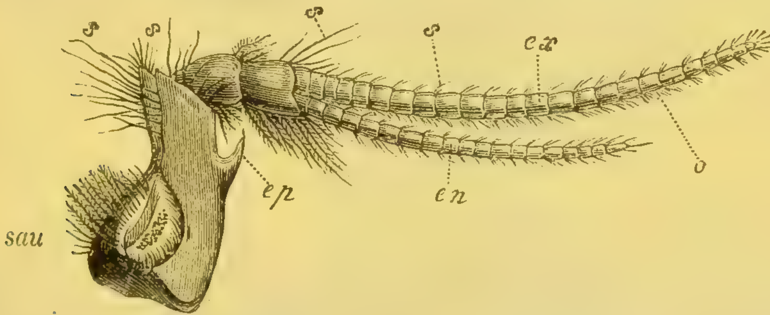


Fig. 241. — Antennule d'Écrevisse, vue par son côté interne. — *sau*, sac auditif, situé dans l'article basilaire; *ex*, exopodite; *en*, endopodite; *s*, soies; *ep*, épine située sur l'article basilaire; *o*, poils olfactifs (Huxley).

sur la cuticule, sont portés par un repli membraneux où pénètrent les filets nerveux, qui vont se terminer à l'extrémité des poils. Ainsi les vibrations sonores sont perçues en réalité comme des sensations tactiles, par des poils tégumentaires absolument comparables aux autres. C'est ce même procédé qui, malgré de nombreuses variations, est employé dans toute la série animale.

Outre cet appareil auditif, les Crustacés posséderaient, suivant Hensen (1), des poils auditifs isolés en des endroits divers, et appartenant à la troisième catégorie indiquée précédemment. Mais c'est là une affirmation qui contient une bien grande part d'hypothèse, et qu'on ne peut accepter que sous toutes réserves.

Il en est de même pour les poils auditifs décrits sur les palpes, les tibias et les tarses des Arachnides, et aussi pour des cavités soi-disant auditives des Myriapodes, placées entre les mandibules des *Scutigera*, et dans le voisinage des yeux de quelques

(1) Hensen. Z. W. Z., t. XIII, 1863.

Chilognathes. La présence de poils à leur intérieur ne suffit pas à déterminer leur fonction.

Il en est tout autrement chez les INSECTES, dont quelques-uns

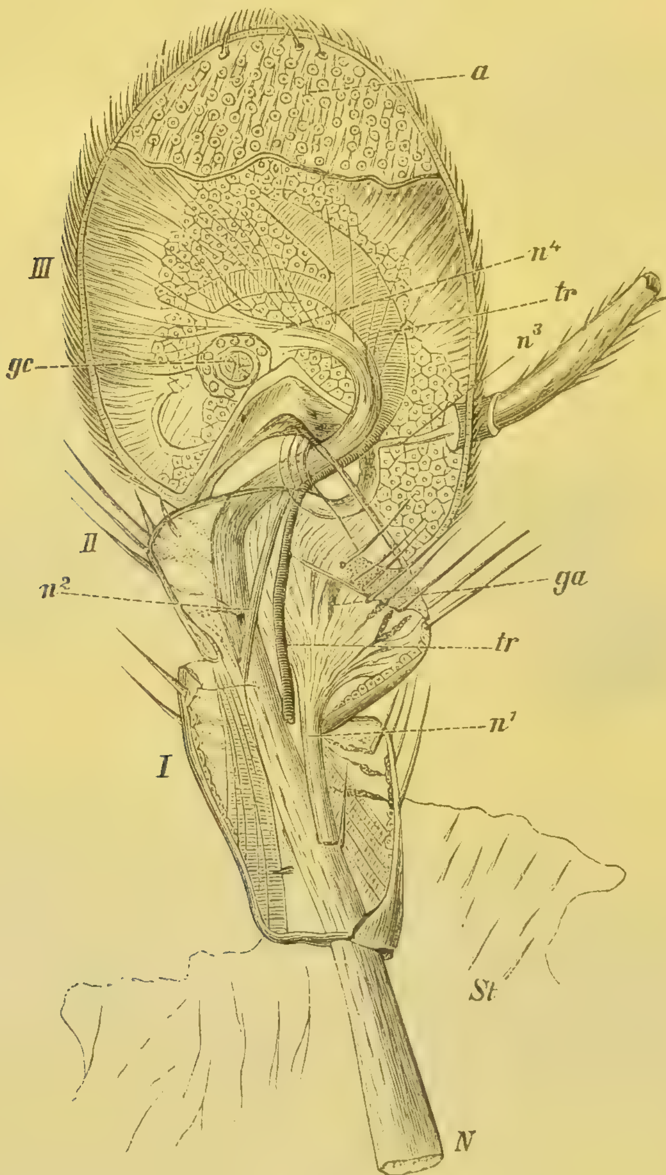


Fig. 242. — Antenne droite de *Syrphus balteatus*, Deg. : — I, II, III, les trois articles ; *St*, téguments du front ; N, nerf de l'antenne ; n^1-n^4, ses branches ; *tr*, trachée ; *ga*, cellules ganglionnaires à la base des soies ; *gc*, otolithe ; *a*, tégument de l'antenne, et ses poils (GRABER).

possèdent des organes auditifs très différenciés. Les otocystes n'ont été décrits que chez quelques Diptères (1), soit dans la

(1) GRABER, A. M. A. XVI, 1879. — GROBBEN, *Akad. Wien*, LXXII, 1875.

région postérieure de l'abdomen de la larve (*Tabanus*), soit dans l'article terminal de l'antenne de l'adulte (fig. 242).

Généralement, les terminaisons nerveuses auditives sont en

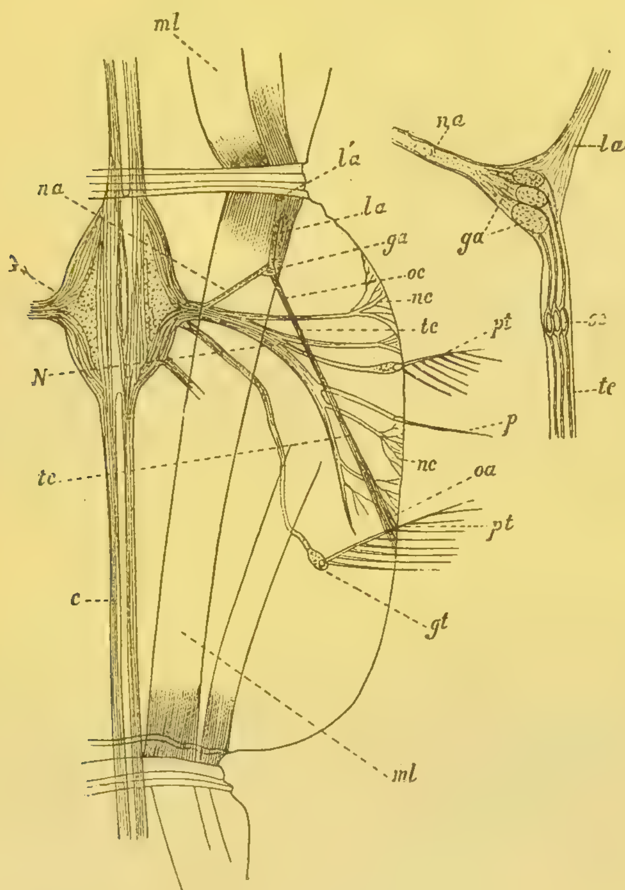


Fig. 243. — Moitié droite du huitième segment d'une larve âgée, de *Corethra plumicornis;* on a enlevé les parties sans connexion avec les organes chordotonaux : — *c*, chaîne ganglionnaire ; G, ganglion ; N, gros nerf issu du ganglion, se divisant en une multitude de branches qui se terminent aux téguments, en *nc; na*, la plus antérieure de ses branches, en connexion avec l'organe chordotonal, *oc; ga*, ganglion chordotonal ; *la*, ligament chordotonal, s'attachant en *l'a*, au tégument ; *oa*, point d'insertion du filament terminal ; *pt*, poil plumeux ; *ml*, muscle latéral, sous lequel est placé l'organe chordotonal.
A droite, l'organe chordotonal plus grossi : *na*, nerf ; *ga*, ganglion formé de trois cellules en connexion avec les filaments terminaux ; *oc*, cellules sensorielles ; *tc*, gaine ; *la*, ligament chordotonal (Graber).

rapport direct avec l'épithélium tégumentaire, et appartiennent par suite à la seconde catégorie. Ce sont les *organes chordotonaux* (fig. 243) (1).

(1) Graber. *Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren*, Denkschr. mat. naturwiss. Klasse Akad. Wissench. Wien., t. XXXVI, 1875. — Bolles Lee. A. M. A., t. XXIII, 1884.

Ce sont des terminaisons nerveuses, constituées d'une façon très spéciale. Elles sont en connexion avec une membrane flexible fortement tendue, le *tympan*, et hérissée sur sa face interne d'une série de saillies chitineuses. C'est dans ces saillies que se trouvent les terminaisons auditives. Celles-ci sont des bâtonnets brillants, enchâssés dans les cellules hypodermiques, et elles se continuent, à leur base, avec les cellules nerveuses d'un ganglion formé par le nerf auditif à son entrée dans l'organe. Le tympan vibre sous l'influence des sons extérieurs, et communique son mouvement aux organes chordotonaux qui sont impressionnés par le fait même.

Ces organes remarquables se retrouvent, diversement représentés, dans tous les ordres, mais ils n'existent avec ce développement que dans un petit nombre d'Insectes, notamment chez les *Orthoptères*. Les *Acridiens* ont un semblable *appareil tympanal* sur les côtés du premier anneau de l'abdomen. Chez les *Gryllides* et les *Locustides*, chacune des pattes antérieures porte sur le tibia, deux tympans placés en face l'un de l'autre, et séparés par une vésicule à air, résultant de l'épanouissement d'une trachée. Ils se retrouvent également sur les pattes antérieures du *Sphinx Atropos*. Récemment (1) on a retrouvé les organes chordotonaux dans tous les ordres d'Insectes, sauf chez les *Thysanoptères*. Mais ils sont en connexion avec le tégument général, sans aucune disposition spéciale de celui-ci (fig. 243). Ils se trouvent en groupes de deux à deux cents dans diverses parties du corps : les antennes, les palpes, les pattes, les ailes, les balanciers des Diptères, et jusque sur la face dorsale de l'abdomen.

Production des sons. — Quelques Arthropodes peuvent émettre des sons servant le plus souvent à l'appel des deux sexes, à l'époque de la reproduction.

Ce fait ne se présente que rarement chez les Crustacés et les Arachnides. C'est chez les Insectes qu'il est le plus fréquent. Nous laisserons de côté le cas peu intéressant où le bruit est produit par le choc d'un des organes de l'animal contre un corps solide (*Anobium*), pour ne nous occuper que des Insectes qui possèdent des organes spéciaux. Ceux-ci se ramènent à deux types :

Le premier se rencontre chez les *Diptères* et les *Hyménoptères*. L'appareil vocal est intimement lié à l'appareil aérifère. Il produit le bourdonnement.

On a cru longtemps que ce son était produit par la seule vibration des ailes. Il n'en est rien : le son peut se produire si les ailes sont maintenues immobiles, même si elles sont coupées; le bourdonnement est en réalité produit par le frémissement des muscles tégumentaires et par le passage rapide de l'air à travers les stigmates.

Dans le second type, il y a une indépendance complète entre l'appareil vocal et l'appareil respiratoire.

(1) Graber. *Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insecten.* A. M. A., t. XX, 1882.

Le bruit est une *stridulation* produite par le frottement rapide et cadencé de certaines parties rugueuses du tégument les unes contre les autres.

Chez les *Coléoptères*, la surface interne du bord postérieur du corselet frotte contre le mésothorax par un mouvement vertical alternatif du premier. Chez le *Criquet* ce sont les cuisses postérieures qui frottent contre les élytres. Chez le *Grillon*, chaque élytre porte une grosse nervure striée (*archet*) et une plus petite qui fait l'office de *chanterelle*. Le bruit est produit par le frottement de l'archet contre la chanterelle du côté opposé, et les deux ailes peuvent à volonté intervertir les rôles. Il n'en est plus de même chez les *Sauterelles*, où l'élytre gauche n'a que l'archet, et l'élytre droite la chanterelle.

L'appareil vocal de la *Cigale*, le plus compliqué de tous, peut former à lui seul un type spécial. Cet organe est placé sur les côtés du premier segment abdominal. Il est constitué essentiellement par une peau sèche et convexe, la *timbale*, qui peut être mise en mouvement par un muscle inséré au milieu de la face interne. Ce muscle attire la membrane, qui devient concave, et revient ensuite sur elle-même en vertu de son élasticité. C'était le principe du cricri, ce jouet si en honneur il y a quelques années. La timbale est placée dans les parois d'une caisse de résonance, s'ouvrant à l'extérieur par deux gros stigmates, et limitée inférieurement par deux paires de membranes délicates (miroirs, membranes plissées). Le tout est protégé par un opercule volumineux, le *volet*. Cet appareil n'existe que chez le mâle.

Organes du gout. — Les sensations tactiles, olfactives et gustatives, sont assez obscurément connues chez les Arthropodes, et il arrive sans aucun doute souvent que les organes affectés à leur perception sont confondus. On verra d'ailleurs que, dans les Vertébrés supérieurs même, la séparation des trois sens est, en général, fort difficile à faire.

Le *goût* a son siège forcément localisé dans le voisinage de la bouche. Par sa définition même, il ne peut s'exercer que dans des régions où les terminaisons nerveuses sont nombreuses, et où une sécrétion plus ou moins abondante permet aux substances de se dissoudre. Ces conditions, qui ne sont pourtant que nécessaires, ont souvent paru suffisantes pour déterminer les organes du goût, que l'on a distribués à profusion aux différents Arthropodes.

C'est généralement dans les parois de la muqueuse buccale et dans les palpes qu'on a localisé le goût chez les Crustacés, mais sans donner aucune preuve à l'appui de cette manière de voir. Les palpes, d'après leur mode de fonctionnement, semblent bien plutôt préposés à l'exercice du tact.

Ce n'est guère que chez les *Insectes* (1), et même seulement chez quelques-uns d'entre eux, qu'on a pu indiquer des organes réellement gustatifs. Dans quelques *Coléoptères* et chez les *Libellules*, l'hypopharynx se développe en une langue molle, spon-

(1) Hauser. Z. W. Z., t. XXXIV, 1880.

gieuse, humectée du produit de nombreuse glandes, et richement innervée.

C'est là l'organe du goût, et il est d'autant plus actif, que ces êtres mâchent longtemps leurs aliments. Il en est de même de la *languette* formée par la lamelle médiane du labre des *Hyménoptères*. Enfin chez les *Lépidoptères*, les terminaisons nerveuses gustatives sont très probablement localisées dans la paroi interne du canal central de la spiritrompe.

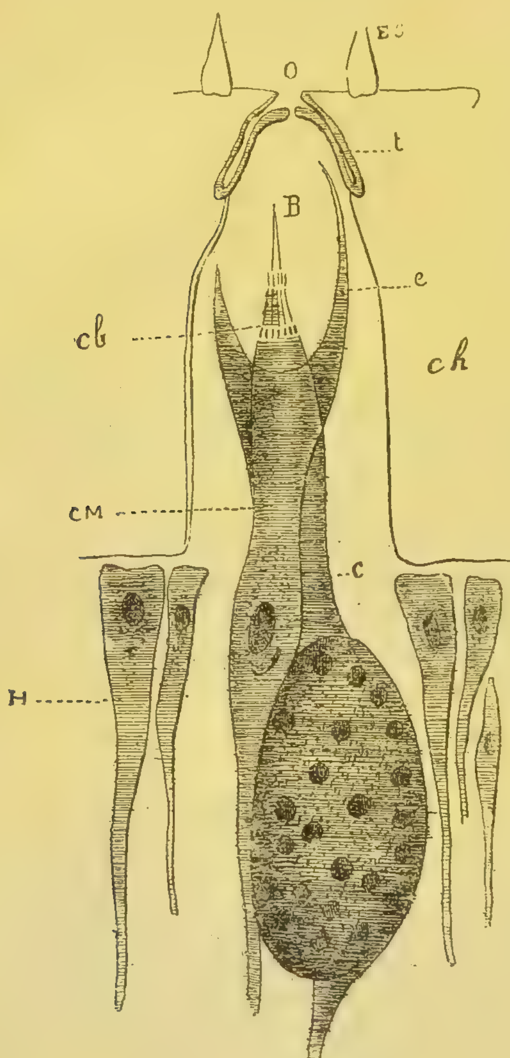


Fig. 244. — Coupe verticale passant par une fossette olfactive de *Vespa crabro*: — *ch*, enveloppe chitineuse de l'antenne; O, fente donnant accès dans la cavité olfactive; ES, élévation squamiforme autour de cette fente; *t*, repli intérieur limitant l'orifice; *c*, cellule sensorielle; B, bâtonnet olfactif, entouré à sa base par une couronne de petits bâtonnets; CM, cellule de la fossette échancrée a sa face supérieure, *e*; H, cellules hypodermiques (Hauser).

Elles tirent leur origine de deux gros nerfs, qui courent chacun dans l'une des deux mâchoires qui concourent à former la trompe.

La trompe des *Diptères* est aussi très probablement sensible au goût. Mais les autres ordres ne paraissent pas avoir d'organe spécial du goût bien différencié. Il est sans doute remplacé dans ses fonctions par les organes du tact et de l'odorat.

Organes du tact et de l'olfaction. — Ces deux sens semblent spécialement localisés dans les antennes. Leur étude, faite avec le plus grand soin par Leydig, a été reprise tout récemment par Hauser.

On rencontre sur les antennes de nombreux poils chitineux, qui, au premier abord, paraissent identiques les uns aux autres; mais par une étude attentive, on en distingue plusieurs sortes parfaitement nettes.

Les uns (*p*), simples soies droites et aiguës, ne sont que des organes de protection ; ils ne reçoivent pas de filet nerveux. D'autres (*t*) sont ramifiés à leur extrémité en un bouquet de poils aigus. Ce sont, suivant Leydig, des *organes tactiles*. Enfin les derniers sont des *poils olfactifs* (*o*). Ce sont les plus compliqués. Ils ont la forme d'une petite bouteille chitineuse dont le col est fermé par une membrane délicate, ou présente un orifice trop petit pour que le liquide interne puisse s'échapper. Dans la cavité se trouve une cellule sensorielle en communication avec le nerf de l'antenne. Son noyau est volumineux, et elle porte à son extrémité supérieure un bâtonnet olfactif; elle est accompagnée d'une ou de plusieurs cellules de soutien, destinées à sécréter la cuticule de la bouteille.



Fig. 245. — Extrémité de l'antennule d'*Asellus aquaticus* : *o*, cônes olfactifs ; *t*, poils tactiles ; *p*, soies protectrices ; *n*, filet nerveux sensitif (Leydig).

Ces organes sont disposés aux diverses articulations de l'antenne, surtout dans les supérieures. Chez les Diptères, ils se réunissent par groupes dans une fossette commune. Leur nombre varie dans des proportions considérables, et semble lié au régime de l'animal.

Les herbivores en ont un très petit nombre ; les *Abeilles* en ont jusqu'à 18,000 ; et les *Lamellicornes* qui sont le mieux partagés en ont jusqu'à 40,000. Quelquefois (*Carabidés*) ils disparaissent des antennes, mais on les retrouve sur les palpes labiaux et maxillaires.

Hensen a décrit aussi dans les antennes des poils auditifs, mais nous avons déjà dit avec quelle réserve il faut admettre cette hypothèse. En résumé, l'antenne des Insectes est avant tout essentiellement olfactive, comme l'ont montré d'ailleurs directement les ingénieuses expériences d'une foule de physiologistes, notam-

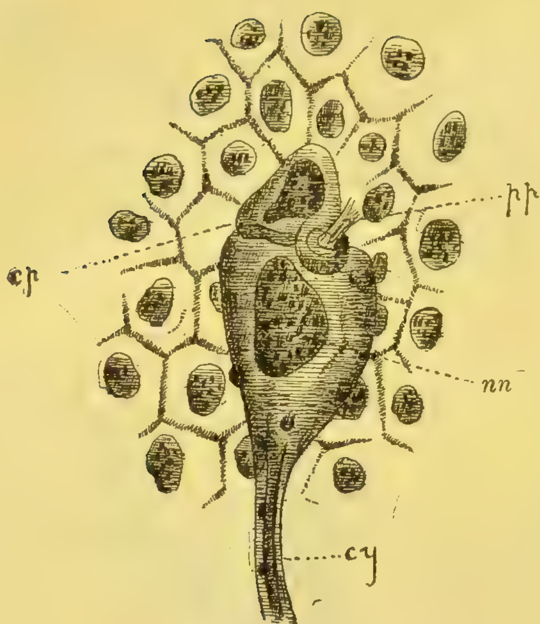


Fig. 246. — Terminaison sensitive de la peau de la larve de *Stratiomys chamæleon,* vue par la face interne : *cp*, cellule du poil ; *cy*, cylindre axe ; *nn*, noyau de la cellule nerveuse terminale ; *pp*, prolongement terminal de la cellule nerveuse, traversant l'anneau que forme autour de sa base la cellule du poil (Viallanes).

ment de Dugès, Al. Lefebvre, Perris, Balbiani, Forel et Hauser.

Ce dernier a étendu les faits qui précèdent aux *Myriapodes*, qui possèdent sur les antennes des cônes olfactifs semblables à ceux des Insectes, et, depuis longtemps déjà, Leydig avait signalé des cônes tactiles et des cônes olfactifs sur les antennes d'un certain nombre de *Crustacés*. La généralité serait donc absolue dans tout le groupe des Arthropodes, et l'organe olfactif et tactile par excellence serait l'antenne.

Mais, en outre, tout le tégument du corps est parsemé de poils tactiles, et par suite participe à la sensibilité, quoique à un moindre degré. Ces poils, formés par des cellules exodermiques spéciales, mais semblables à leurs congénères, reçoivent un filet nerveux, qui, avant de se terminer, se renfle en une grosse cellule ganglionnaire bipolaire à substance granulée et à noyau volumineux (fig. 246).

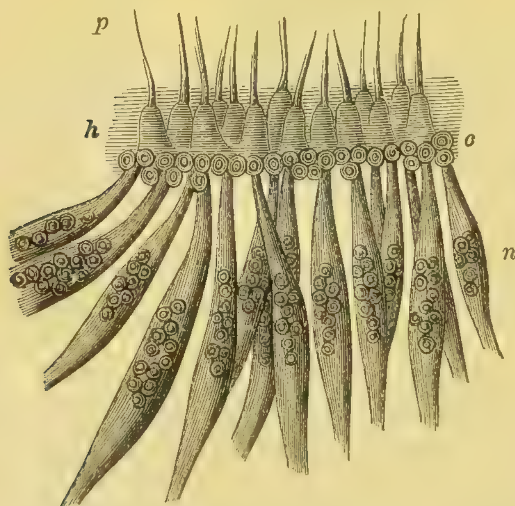


Fig. 247. — Poils tactiles du palpe maxillaire de *Gryllotalpa vulgaris* : *n*, renflements nerveux fusiformes ; *c*, cellules de l'hypoderme ; *h*, couche de chitine, avec la base d'implantation des poils ; *p*, poils tactiles (Jobert).

C'est surtout sur les *palpes* que sont développés ces organes, et leur fonctionnement est favorisé encore par l'amincissement de la couche chitineuse, qui arrive à disparaître presque complètement.

§ 10. — *Organes génitaux.*

La séparation des sexes est la règle presque générale chez les Athropodes. Deux groupes seuls y font exception : les *Cirripèdes* parmi les Crustacés, et les *Tardigrades* parmi les Arachnides. Ces exceptions sont d'ailleurs suffisamment expliquées par la fixation, ou, au moins, par la lenteur de mouvement de ces animaux qui rendent difficile le rapprochement sexuel.

Les spermatozoïdes de la plupart des Arthropodes sont à peu près immobiles et ne peuvent se mouvoir dans l'eau que très lentement par des mouvements amiboïdes ; aussi, hors le cas d'hermaphrodisme, la liqueur séminale doit être portée directement par le mâle au contact des œufs.

Dimorphisme des parasites. — Cette considération suffit à nous expliquer les cas étranges de dimorphisme sexuel que nous présentent les Crustacés parasites.

Le parasitisme influe, en effet, d'une façon considérable sur la forme des animaux qui vivent de ce régime. Mais les modifications profondes qu'il apporte diffèrent essentiellement dans l'un et l'autre sexe. Chez les femelles, la nourriture abondante et assurée qui leur est ainsi procurée rend inutiles des déplacements continuels. Fixées sur le corps de leur hôte, elles y trouvent constamment les aliments nécessaires et perdent peu à peu les organes locomoteurs qu'elles avaient primitivement et qui disparaissent parfois tout à fait. En même temps, les produits sexuels, abondamment nourris, se développent d'une façon exagérée, envahissent toutes les régions du corps au détriment des autres organes, et l'animal, démesurément gonflé par ce développement excessif, peut même se transformer en un informe sac à œufs, de dimensions parfois gigantesques.

Ce développement excessif des organes génitaux, cette multiplication du nombre des éléments reproducteurs est un fait général chez les parasites. Il s'explique par la nécessité où est l'embryon de rencontrer rapidement l'hôte aux dépens duquel il doit terminer sa croissance. Un grand nombre d'embryons ne pouvant y arriver sont forcément sacrifiés, et l'espèce ne peut se conserver qu'à la condition d'une fécondité extrême. Les œufs ne pourraient d'ailleurs pas se développer sur le même individu que les parents, sans quoi l'hôte en serait infesté et mourrait bientôt. Sa disparition entraînerait celle du parasite.

Il n'en est pas de même des mâles. Généralement, ceux-ci ne perdent pas leurs appendices locomoteurs ; ils restent capables de se mouvoir et de nager, afin de pouvoir aller féconder les œufs que renferment les femelles. Ce n'est que dans des cas relativement rares qu'ils peuvent, eux aussi, se fixer et perdre leurs appendices. Mais alors c'est sur la femelle qu'ils viennent vivre en parasites, à portée des œufs.

D'autre part, les produits sexuels mâles ne prennent pas un développement aussi grand que les œufs ; car une petite quantité de sperme suffit à féconder une masse énorme d'œufs. Aussi les mâles restent-ils très petits par rapport aux femelles et conservent-ils davantage la forme primitive. Ce sont des mâles *pygmées*. Nous donnons ici deux figures qui donneront une idée de ce dimorphisme extrême. Elles sont empruntées au beau mémoire que Giard et Bonnier ont consacré récemment aux Bopyriens (fig. 247 et 248).

Dimorphisme et polymorphisme dans les types ordinaires. — Chez les autres Crustacés et chez les Insectes, le dimorphisme est poussé beaucoup moins

loin. Outre les différences directement dépendantes de l'acte d'accouplement (pinces génitales des mâles, oviscapte des femelles, appendices accessoires pour le transport des produits génitaux), les modifications générales sont peu importantes et s'expliquent par l'influence de la sélection sexuelle, qu'on

Fig. 248. — *Portunion Mænadis*, femelle adulte, avant la première ponte. La cavité incubatrice a été en partie ouverte sur la ligne médiane ventrale, et son abdomen a été tordu de façon à montrer sa face inférieure : *ce*, céphalogaster ; *le*, antenne externe ; *li*, antenne interne ; *pm*, patte mâchoire ; *ig*, première lame incubatrice gauche ; *ag*, *tg*, *rg*, ses lamelles ascendante, transverse, récurrente ; *ad*, *td*, *rd*, première lame incuabtrice droite avec ses lamelles ascendante, transverse, récurrente ; II*g*, III, IV, V, deuxième-cinquième lames incubatrices gauches ; II*d*, deuxième lame droite ; *sp*, corps spongieux de la seconde paire de lames ; *ov*, ovaire ; *bl*, bosse latérale ; bv^1, bosse ventrale supérieure ; bv^2, bosse ventrale inférieure ; a^1, lame pleurale du premier segment abdominal ; b^2, rame externe de l'appendice du deuxième segment abdominal ; c^3, rame interne de l'appendice du troisième segment abdominal (Giard et Bonnier).

peut invoquer avec quelque vraisemblance, quand il s'agit d'animaux aussi élevés en organisation, et qui attribue un rôle prépondérant aux individus qui l'emportent par la force, la beauté, etc. Les caractères de ceux-ci se fixent de la sorte et se retrouvent seuls dans les descendants.

Les mâles sont en général plus brillants et plus agiles que les femelles; celles-ci sont même dépourvues d'ailes chez quelques *Bombycides*, les

Mutilles, les *Lampyres*, etc. Le reste se réduit à des modifications plus ou moins importantes dans les divers appendices : les mandibules (Lucane), les antennes, les pattes, au développement de pointes, d'épines, d'accidents quelconques sur la tête et le prothorax des mâles, enfin à des changements de toute sorte dans la grandeur, la forme, les ornements, les couleurs des diverses parties du corps.

Quelquefois ce dimorphisme fait place à un *polymorphisme ;* outre les mâles et les femelles, il existe alors d'autres individus que l'on désigne sous le nom de *neutres* et dont la forme est également différente de celles de l'un et de l'autre sexe. Ces neutres ne sont d'ailleurs que des mâles ou des femelles dont les organes génitaux ont été frappés d'un arrêt de développement. Les exemples des Fourmis et des Abeilles sont bien connus ; ils prouvent que cette suppression du sexe est une conséquence immédiate du mode de nutrition ; elle se produit à la volonté des membres de la colonie qui sont chargés de la nourriture des larves; les ouvrières des abeilles peuvent, en modifiant la nourriture d'une larve, faire de celle-ci, que rien ne distingue de ses congénères, une reine, c'est-à-dire une femelle féconde. Le plus remarquable cas de polymorphisme est celui des *Termites*, où il existe quatre formes d'individus adultes, sans compter les larves et les nymphes : 1° les *mâles ;* 2° les *femelles ;* 3° des mâles arrêtés dans leur développement, formant les *soldats ;* 4° des femelles ayant subi le même arrêt, et constituant les *ouvrières.* Tous ces individus ont une forme spéciale adaptée à leur rôle dans la colonie.

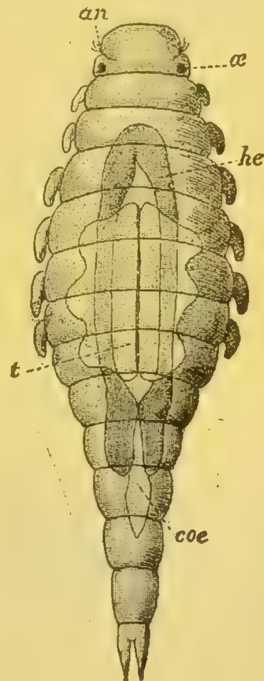


Fig. 249. — *Portunion Mænadis* mâle, vu par la face dorsale : *an*, antenne interne ; *he*, foie ; *t*, testicule ; *coe*, cœur (GIARD et BONNIER).

TYPE GÉNÉRAL DES ORGANES GÉNITAUX. — Les glandes génitales sont toujours parfaitement différenciées, et les produits sexuels ne naissent pas comme une différenciation spéciale de cellules primitivement indifférentes du mésoderme. C'est là un progrès fort net sur ce que nous avons constaté jusqu'ici.

Les glandes possèdent des canaux efférents spéciaux, et ceux-ci peuvent, à leur tour, présenter des parties modifiées en vue d'un rôle spécial à jouer dans la conservation des produits. Ces parties, d'abord simples différenciations des conduits eux-mêmes, peuvent s'individualiser de plus en plus à l'état de parties indépendantes, telles que glandes accessoires, etc., ne communiquant plus avec le canal efférent qu'indirectement. Nous aurons donc à considérer dans notre étude comparative :

1° Les glandes génitales elles-mêmes ;

2° Les canaux efférents et leurs différenciations ;

3° Les glandes accessoires ;

4° Nous devrons y ajouter comme quatrième partie l'étude des organes externes chargés, chez le mâle, d'assurer la copulation en maintenant la femelle, ou en dirigeant le sperme ; chez la femelle, de protéger les œufs, pendant leurs premiers développements.

Il nous faut auparavant appeler l'attention sur les caractères spéciaux que présentent les spermatozoïdes des Crustacés. Ils n'ont pas en effet la

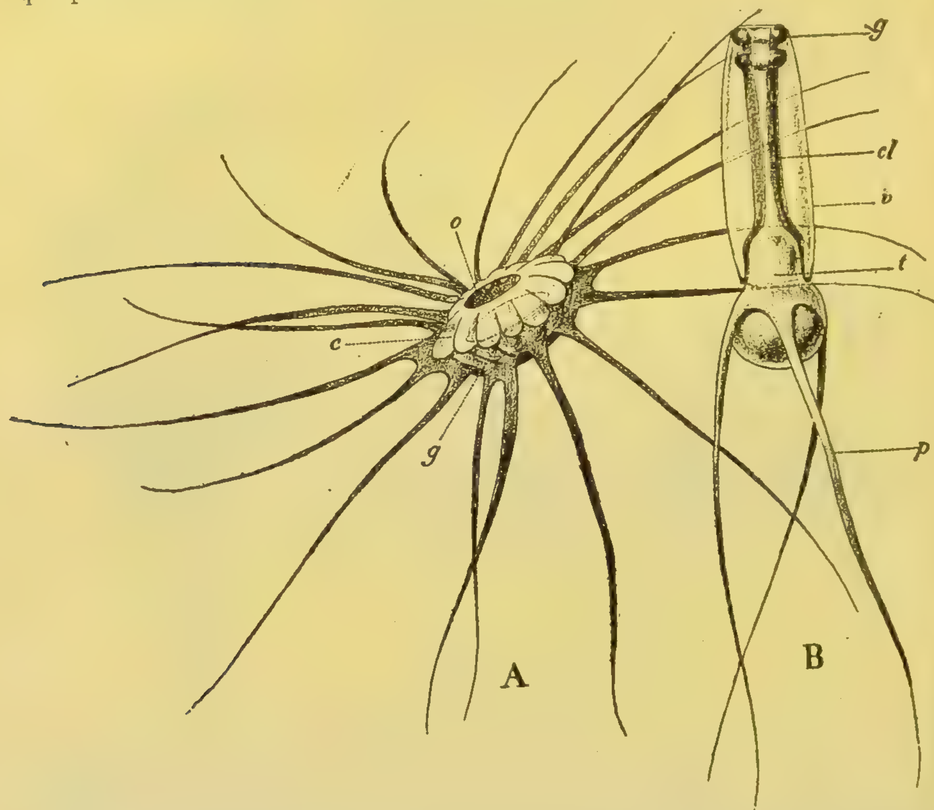


Fig. 250. — Spermatozoïdes des Crustacés. — A, *Astacus fluviatilis* : *c*, calotte à cannelures rayonnées ; *o*, son orifice central ; *g*, goulot évasé faisant suite à l'orifice inférieur de la vésicule. — B, *Homarus vulgaris* : *cl*, colonne cylindrique, creusée d'un canal central ; *g*, son goulot supérieur ; *i*, son élargissement inférieur en verre de lampe ; *v*, vésicule transparente ; *p*, prolongements rigides, qui, dans le vivant, sont à peu près horizontaux (Herrmann).

constitution ordinaire, et ne présentent que des mouvements amiboïdes d'une grande lenteur. Toutefois ils sont vibratiles chez les *Cirripèdes*, et le deviennent après leur introduction dans le vagin chez les *Ostracodes*. Chez les Décapodes qui ont été les mieux étudiés à cet égard, leur constitution est des plus complexes, particulièrement chez l'Écrevisse, dont la figure 250 A représente le spermatozoïde. Leur caractère essentiel est la présence d'une vésicule céphalique hyaline, fortement refringente, formée sans doute aux dépens d'une petite portion du noyau du spermatoblaste, dont la masse principale occupe l'équateur du spermatozoïde ; ils présentent constamment de longs filaments en forme d'épines, immobiles suivant

certains auteurs, transitoires et analogues à des pseudopodes amiboïdes suivant Grobben et Owsjanikoff.

Organes génitaux des Crustacés. — Les deux sexes chez les *Crustacés* sont construits très généralement sur le même plan. La glande génitale elle-même est en général formée de deux parties symétriques présentant chacune un canal excréteur spécial.

Tantôt ces deux parties sont complètement séparées l'une de l'autre et forment deux glandes distinctes (*Phyllopodes*, *Cladocères*, *Edriophthalmes*). Tantôt elles sont unies sur la ligne médiane par une travée transversale qui peut elle-même constituer un lobe impair

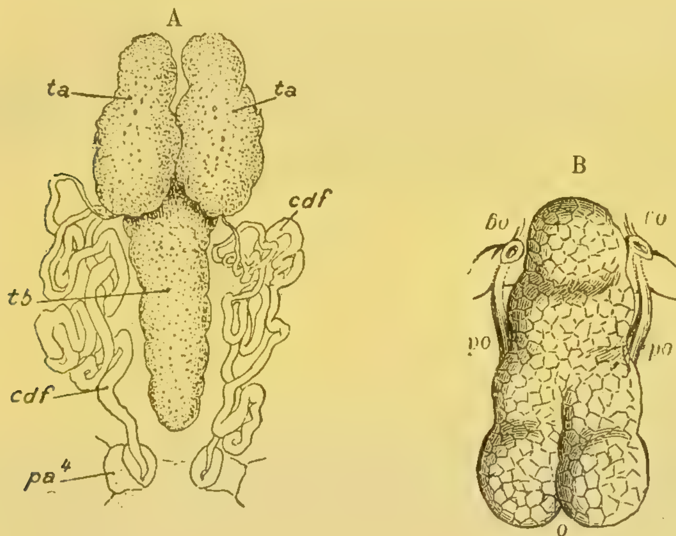


Fig. 251. — Organes génitaux de l'Écrevisse. — A, organes mâles : *tb*, lobe médian; *ta*, lobes latéraux du testicule; *cdf*, canal déférent; pa_4, coxopodite de la quatrième patte abdominale portant les orifices mâles. — B, organes femelles : *o*, ovaires; *od*, oviductes; *og*, orifices génitaux femelles.

(fig. 251) (*Décapodes*). Tantôt enfin elles se fusionnent complètement dans le milieu du corps en une glande impaire, mais tout en conservant leurs conduits distincts (*Copépodes*, *Schizopodes*). L'organe est logé généralement dans le thorax, et ce n'est qu'exceptionnellement qu'il est relégué dans l'abdomen. Quant à sa forme, elle est trop variable pour que nous puissions nous y arrêter longtemps. Dans les formes inférieures, c'est un tube simple (*Cladocères*) ou abondamment ramifié, terminé en cœcum à son extrémité, et se continuant directement par le conduit déférent; dans les formes plus élevées, et notamment chez les *Décapodes*, c'est au contraire un organe massif, spongieux ou formé par le pelotonnement d'un tube.

Les *conduits génitaux* sont souvent, surtout chez les *Entomos-*

tracés, de simples tubes plus ou moins contournés, débouchant au dehors dans le voisinage de la séparation du thorax et de l'abdomen. C'est encore le cas pour les Décapodes, qui nous serviront aussi d'exemple pour montrer les variations que présentent les deux sexes à cet égard (fig. 251). Tandis que l'oviducte est court et large et débouche dans l'article basilaire de la troisième paire de pattes, le canal déférent du testicule est un tube d'une grande longueur, recourbé un grand nombre de fois, et débouchant à la base de la cinquième paire de pattes.

Dans un très grand nombre de cas, les conduits efférents se dilatent en certains points pour former chez le mâle une vésicule séminale, chez la femelle un utérus, où séjournent les produits sexuels.

Ce n'est que dans des cas assez rares que l'appareil génital ne présente qu'un seul orifice, soit par disparition de l'un des conduits (quelques *Copépodes*), soit par réunion des deux canaux en un orifice médian (*Stomatopodes*).

Il n'existe pas en général de glande accessoire différenciée ; dans les *Copépodes*, où les œufs sont agglutinés entre eux de façon à former deux paquets que la femelle porte attachés à elle, ce sont les parois mêmes de l'oviducte qui sont glandulaires, et sécrètent la substance agglutinante.

Les *Cirripèdes*, qui sont pour le plus grand nombre hermaphrodites, méritent ici une mention particulière. Les testicules et les ovaires sont des tubes très ramifiés qui ne se distinguent que par leur position ; les premiers sont logés dans la cavité générale, près des parois de l'intestin, tandis que les seconds sont relégués dans le manteau (*Balanus*) ou dans le pied (*Lepas*). Les orifices mâles sont placés à l'extrémité du postabdomen, tandis que les organes femelles débouchent dans la paroi du manteau.

Malgré cet hermaphrodisme, Darwin a décrit chez quelques *Cirripèdes* (*Scalpellum*) des individus mâles *complémentaires* fixés en parasites sur le corps des individus hermaphrodites. Ils sont très différents de ceux-ci, et peuvent se dégrader au point de perdre tout appendice et même le tube digestif.

On a décrit également chez les *Cymothoë* un hermaphrodisme, mais d'un genre tout spécial ; l'individu présente dans sa jeunesse les deux sortes d'organes, mais plus tard les glandes femelles se développent aux dépens des mâles, et l'animal devient simplement une femelle.

Il n'y a généralement pas d'accouplement interne chez les Crustacés. Les mâles déposent simplement leurs produits dans le voisinage des orifices génitaux femelles.

Mais il existe toujours cependant chez les mâles des appendices différenciés en vue de maintenir la femelle pendant la copulation, ou de conduire les produits aux points où ils doivent être placés. Chez certains, ce rôle est même rempli par un organe autonome, qui constitue ce que l'on appelle un *pénis*, malgré l'absence de copulation proprement dite. Tel est l'appendice cirriforme que portent les *Cirripèdes* à l'extrémité de l'abdomen. Telles sont encore les tiges éjaculatrices des *Brachyures*, au sommet desquelles s'ouvrent les orifices génitaux.

De même, chez les femelles, existent des sortes de chambres destinées à loger les œufs fécondés, en voie de développement. Ces chambres incubatrices sont quelquefois formées tout naturellement lorsqu'il existe une carapace bivalve ou des replis cutanés quelconques, comme dans les *Cirripèdes*, les *Cladocères* et les *Ostracodes*.

Dans le cas contraire, certains des appendices se transforment en lamelles foliacées, et recouvrent les œufs qui sont ainsi placés entre ces lamelles et la paroi ventrale du corps (fig. 252).

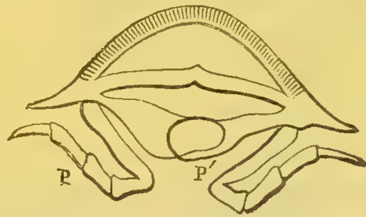


Fig. 252. — Coupe de l'abdomen d'un Cloporte (*Oniscus murarius*) : *p*, pattes abdominales ; *p'*, leur lamelle incubatrice.

Enfin dans d'autres types, chez l'Ecrevisse par exemple, les œufs sont simplement attachés aux pattes abdominales, sans être protégés par aucune expansion tégumentaire.

ORGANES GÉNITAUX DES ARACHNIDES (1) — Les organes génitaux du *Scorpion* paraissent avoir gardé quelque chose de la métamérisation primitive. Ils sont formés chez la femelle de cinq tubes transversaux, correspondant aux anneaux de l'abdomen et réunis sur les côtés et sur la ligne médiane par trois autres tubes longitudinaux. Les deux extrêmes seuls se prolongent en un oviducte, renflé en un utérus peu prononcé.

Chez le mâle, les organes génitaux sont divisés en deux parties distinctes, droite et gauche. Chacune d'elles présente trois tubes tranversaux, réunis par deux anostomoses longitudinales, dont l'externe seule se prolonge en un canal déférent. Tout se passe donc comme si le canal médian de la femelle s'était divisé en deux tubes parallèles distincts. De plus, les tubes longitudinaux se prolongent en arrière, au delà du dernier arc transverse, et s'y terminent en cul-de-sac.

(1) BERTKAU. A. N., t. LI, 1875.

Dans les deux sexes, les canaux vecteurs se réunissent en une seule ouverture commune placée sur le premier somite abdominal.

Le mâle seul possède, comme partie accessoire, deux poches attachées à chaque conduit déférent et servant de vésicules séminales.

La même disposition peut se retrouver dans les *Limules ;* mais elle est cachée par la complication qui résulte de la ramification et de l'anastomose des tubes primitifs. Les conduits déférents s'y ouvrent par des orifices séparés.

La forme annulaire des glandes génitales persiste dans les *Acariens* et les *Phalangides ;* mais la partie fertile est restreinte à une plus ou moins grande portion de l'anneau, le reste fonctionnant simplement comme canaux efférents. Chez les *Linguatules*, tout l'anneau est réduit à ce rôle conducteur, la partie fertile étant représentée par deux appendices en formes de tubes allongés débouchant dans la partie distale par un canal commun. Les deux extrémités de l'anneau peuvent s'ouvrir séparément à l'extérieur (*Linguatules*), ou se réunir en un canal long et contourné, débouchant sur la ligne médiane.

La forme annulaire est encore très nette chez les Pycnogonides mâles, mais l'anneau envoie dans les pattes des appendices qui sont également fertiles. Chez les femelles, ces dernières parties seules persistent ; le reste disparaît et les œufs s'échappent dans le corps, d'où ils sortent par des ouvertures placées sur toutes les pattes, ou d'autres fois sur une seule.

Chez les *Solifuges* et les *Aranéides*, la forme annulaire disparaît complètement, sauf chez quelques-uns de ces derniers, et les glandes génitales sont paires. Elle peuvent se déduire d'ailleurs des glandes mâles du Scorpion en supprimant seulement les tubes transverses pour les *Galéodes*, et en même temps l'un des tubes longitudinaux pour les *Araignées*. Chez celles-ci en effet les glandes sont de simples tubes où se produisent les éléments sexuels, dans la cavité même, ou à l'intérieur de chambres appendiculaires.

Les *Tardigrades*, les seuls Arachnides hermaphrodites, ont aussi des glandes tubulaires, une glande femelle impaire, et deux testicules, débouchant avec le rectum dans un même cloaque.

Il existe presque toujours des parties accessoires : les unes sont des glandes dont la sécrétion contribue à former le sperme (Scorpions, Phalangides) ; les autres servent chez le mâle de vésicule séminale, ou chez la femelle de réceptacle séminal, destiné à recevoir le sperme au moment de l'accouplement et à l'emmagasiner, jusqu'à la maturité des œufs. Les réceptacles existent tou-

jours chez les Araignées femelles. Ils sont au nombre de deux, et peuvent parfois s'ouvrir en avant de l'orifice vaginal.

Il n'existe pas de glandes nidamentaires. Les Araignées enveloppent leurs œufs d'un réseau de soie ; nous avons déjà étudié les glandes qui le produisent. Les Arachnides étant des animaux terrestres, il n'est pas étonnant de voir dans ce groupe apparaître des organes de copulation. C'est dans ce type d'organes que doivent être rangées les vésicules séminales protractiles des Scorpions mâles. Chez les Opilionides, il existe un véritable pénis logé normalement dans une gaine, et succeptible de se dévaginer. Le conduit déférent s'ouvre à son extrémité. Mais l'organe le plus curieux est celui qu'offrent les Araignées mâles. Chez celles-ci, le rôle d'organe copulateur est joué par les palpes maxillaires modifiés. Ils présentent, sur le côté de leur article terminal, une ampoule renflée dans laquelle court un canal spiralé. C'est dans ce canal que le mâle assemble son liquide spermatique, et, pendant l'accouplement, il introduit l'extrémité effilée de la vésicule dans le vagin, d'où le sperme se rend aux réceptacles séminaux. Les palpes présentent parfois de pareils appendices qui sont d'une complication extrême (fig. 253).

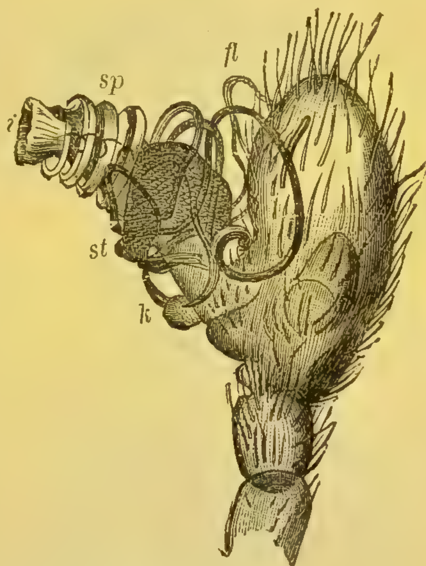


Fig. 253. — Palpe maxillaire d'une araignée mâle : *p* et *p'*, les deux derniers articles du palpe ; *k*, coussin ; *sp*, organe spirale ; *i*, son extrémité ; *st*, spermatophore ; *fl*, flagellum.

Les organes externes femelles sont en revanche peu répandus. Seuls les Faucheurs présentent un oviscapte. Il n'existe pas d'appendices différenciés en vue de recevoir les œufs pendant l'incubation. Chez les Pantopodes seuls, on trouve, entre les premières pattes, des appendices accessoires, dépendant des pattes elles-mêmes et destinés à soutenir les œufs ; mais ces organes sont ici portés par le mâle, qui est chargé de la protection et de l'incubation des œufs.

Organes génitaux des Myriapodes (fig. 254). — Les glandes génitales des *Myriapodes* sont toujours tubulaires. Il en existe généralement une seule impaire, mais elle résulte sans doute de la coalescence de deux tubes pairs, comme le montre la dualité de ces

glandes dans les *Craspedosoma* femelles (*Diplopodes*) et dans quelques *Chilognathes* mâles. Dans ces derniers d'ailleurs, la pré-



Fig. 254. — Organes femelles ; B, organes mâles de *Scolopendra complanata* : *ov*, ovaire ; *od*, oviducte ; *gl*, glandes accessoires ; *t*. testicules ; *cd*, canal déférent ; *bs*, bourse des spermatophores ; *vs*, vésicule séminale ; *gl*, glandes accessoires (Fabre).

sence d'anostomoses transversales marque déjà une tendance à la fusion.

Les conduits efférents sont généralement doubles chez les

Chilognathes, et simples chez les Chilopodes, plus élevés en organisation ; on le voit, là encore, la dualité de l'organe est le fait primitif. Les orifices génitaux, pairs ou impairs, sont placés ou entre les pattes de la troisième ou de la seconde paire. En outre, il existe toujours des glandes accessoires, constamment paires, s'ouvrant dans le voisinage de l'orifice génital.

Les organes d'accouplement sont toujours placés loin des orifices sexuels, souvent sur le septième anneau postcéphalique, et quelquefois même à l'extrémité du corps. Ils se remplissent de

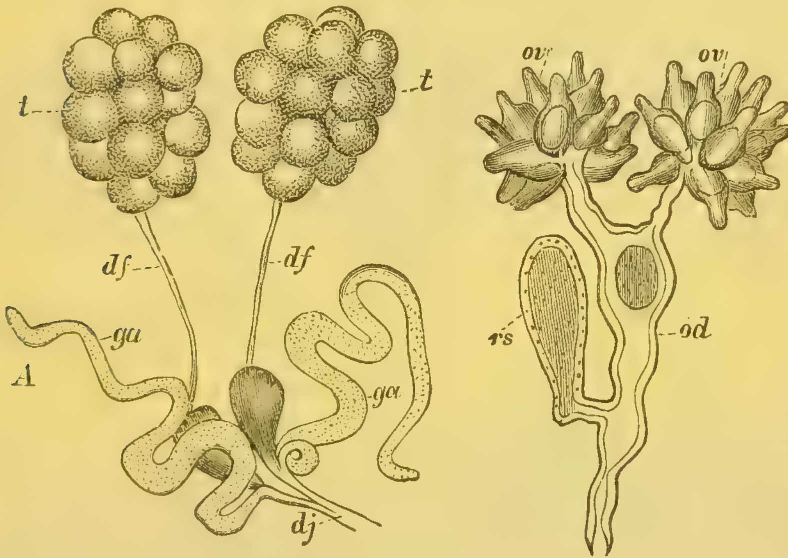


Fig. 255. — A, appareil mâle de l'*Aphrophora spumaria* : *t*, testicules; *df*, canal déférent, dilaté inférieurement en une vésicule séminale ; *ga*, glandes accessoires ; *dj*, canal éjaculateur. — B, organes femelles de *Dorthesia urticæ* : *ov*, ovaire ; *od*, oviducte, où se voit un œuf par transparence ; *rs*, réceptacle séminal.

sperme avant la copulation, et ne servent que de réservoir séminal.

Organes génitaux des Insectes. — Les organes mâles et femelles sont toujours séparés chez les *Insectes*. Mais le plan sur lequel ils sont construits est identiquement le même. Ils s'ouvrent toujours à la face ventrale du corps, entre le septième et le huitième anneau ou sur ce dernier, chez la femelle, dans le neuvième ou le dixième anneau chez le mâle, c'est-à-dire près de l'extrémité de l'abdomen. L'orifice est unique, sauf chez les *Ephémères*, où la dualité persiste comme dans les Myriapodes les plus anciens. Il en est de même, originairement, chez les *Forficulides* mâles, mais l'un des deux conduits déférents s'oblitère généralement.

L'appareil femelle se compose des parties suivantes :

1° Les ovaires, longs tubes effilés à leur extrémité et contenant des œufs de plus en plus gros à mesure qu'on se rapproche de leur orifice. Les extrémités effilées des tubes d'un même côté se réunissent en un filament unique qui va s'attacher à la face dorsale du thorax ou de l'abdomen;

2° L'*oviducte*, formé par la réunion des conduits des tubes ovariens;

3° Le *vestibule génital* où débouchent l'oviducte, un nombre plus ou moins grand de glandes accessoires, et enfin le conduit du réceptacle séminal;

4° Le sperme du mâle n'arrive pas directement dans le réceptacle séminal; son organe copulateur pénètre non pas dans le vestibule, mais dans un *vagin* distinct de celui-ci (1), qui conduit le sperme dans une vaste *poche copulatrice*. Celle-ci communique avec le vestibule par un petit canal, et c'est par ce trajet compliqué que le liquide spermatique arrive au réceptacle séminal (fig. 256);

5° Enfin à l'orifice du vestibule débouchent presque toujours un certain nombre de glandes nidamentaires, destinées à fixer la ponte et à lui donner une forme caractéristique pour chaque espèce.

Les organes génitaux mâles sont bien plus simples à décrire : les testicules sont généralement divisés en petits corps assez nombreux, tubulaires ou globuleux, qui évacuent leurs produits par autant de petits canaux, dont la réunion forme de chaque côté un seul canal efférent. Ceux-ci débouchent dans un canal éjaculateur médian, où arrivent en même temps les produits de glandes accessoires diverses, dont le rôle est d'agglutiner les spermatozoïdes. Parfois il existe une vésicule séminale qui n'est qu'une partie renflée de l'appareil conducteur.

Les parties externes de l'appareil génital sont en général assez développées chez les Insectes. Elles constituent chez le mâle l'appareil copulateur. Celui-ci est formé d'un tube chitineux, entourant l'extrémité du canal éjaculateur, et au repos enfermé dans l'abdomen.

Lorsqu'il fait saillie en dehors, on le voit entouré de pinces, de griffes et autres organes analogues, destinés à maintenir l'union des deux animaux, et qui ne sont que des appendices modifiés des derniers anneaux. Par exception, l'organe copulateur des Libellules se trouve éloigné de l'orifice génital, et placé sur la face ventrale du deuxième anneau de l'abdomen. Il recueille le sperme

(1) Généralement leurs orifices sont juxtaposés; mais il arrive (Lépidoptères) que l'orifice génital est voisin de l'anus, tandis que l'orifice copulateur est à la place habituelle dans le huitième anneau.

avant la fécondation et ne fait que l'emmagasiner comme cela arrive chez les Araignées.

Dans les femelles, les appendices du neuvième anneau abdominal se modifient aussi profondément ; ce sont eux qui sont

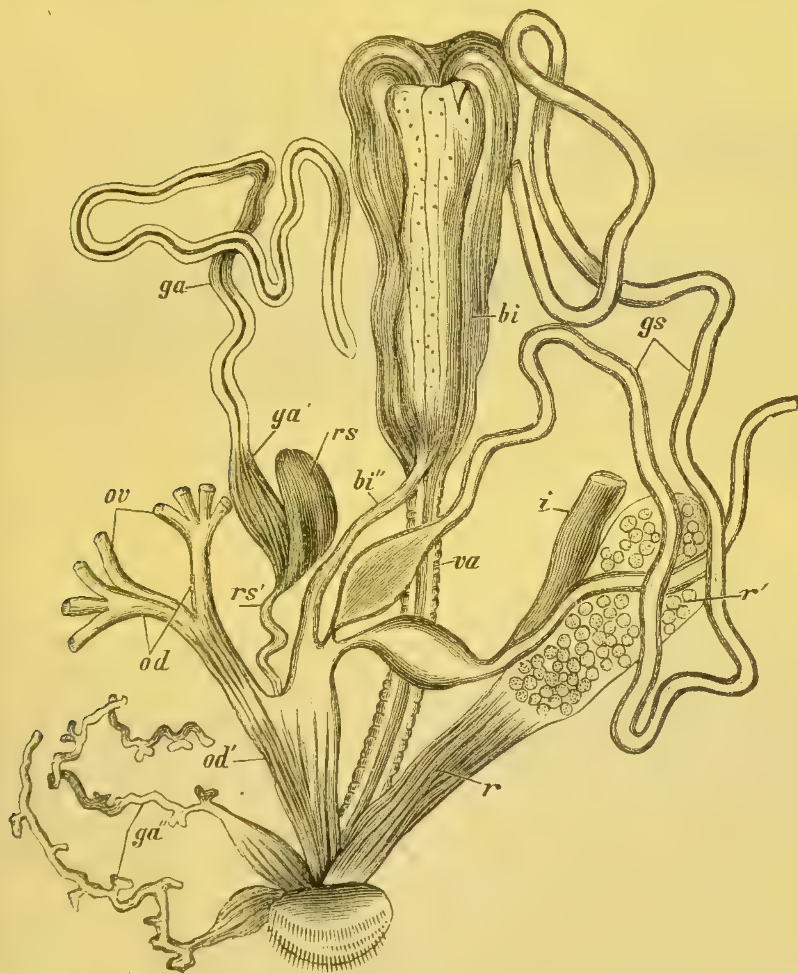


Fig. 256. — Appareil femelle de *Vanessa Urticæ*, L. — *i*, intestin ; *r*, rectum ; *r'*, cœcum et glandes rectales ; *ov*, conduits coupés de l'ovaire ; *od*, *od'*, oviducte ; *rs*, réceptacle séminal ; *rs'*, son canal ; *ga*, glandes accessoires ; *ga'*, leur ouverture ; *ga''*, autres glandes accessoires à l'extrémité inférieure de l'oviducte ; *va*, vagin ; *bi*, poche capulatrice où se rend le sperme dans l'accouplement ; le canal *bi''* le conduit dans l'oviducte d'où il passe dans le réceptacle séminal ; *gs*, glandes accessoires sébacées (Stein).

chargés de déposer les œufs dans les endroits propices à leur développement. La variété des appareils ainsi formés qui constituent l'*armature génitale* est très grande. Les types les plus développés sont : l'oviscapte des *Orthoptères*, la tarière des *Tenthrédines*, parmi les *Hyménoptères*, l'aiguillon des Guêpes, Abeilles, etc., les pinces caudales des Forficules et d'autres encore,

étudiés par de Lacaze-Duthiers, au mémoire duquel nous renverrons le lecteur pour l'étude détaillée (1).

Caractères spéciaux de la reproduction chez quelques Insectes. — La reproduction chez les Insectes présente un certain nombre de faits remarquables, nombreux et variés, et dont l'étude est assez complexe. Ils peuvent être groupés de la façon suivante :

1° *Insectes vivipares.* — Bien que l'immense majorité des Insectes soient ovipares, il existe à cette règle quelques exceptions. Un certain nombre de genres ou d'espèces isolées donnent naissance à des larves entièrement formées. Ces insectes vivipares se réduisent à quelques Staphylinides et Chrysomélides, à la *Tinea vivipara* d'Australie, à la *Sarcophaga* ainsi qu'à d'autres mouches de viande.

Tout un groupe de Diptères doit son nom de *Pupipares* au fait que les animaux qui le composent donnent naissance non plus à des œufs ou à des larves, mais à des nymphes, ou plutôt à des larves âgées qui se transforment aussitôt en pupes.

Enfin certaines générations de Pucerons donnent naissance à des petits vivants, en tout semblables à leurs parents. Ces cas permettent de saisir sur le fait une remarquable forme de l'accélération embryogénique, dont tous les stades se trouvent être représentés.

2° *Parthénogénèse.* — Certaines femelles peuvent produire des œufs, sans avoir été préalablement fécondées. Cette parthénogénèse est normale dans quelques espèces et se répète dans une suite de générations (*Cynips*, — Pucerons, Cochenilles, — *Psyche*). D'autres fois, ce n'est qu'accidentellement que cela se produit (Abeilles ouvrières, Guêpes, quelques Papillons).

Les individus, nés de la sorte sans fécondation préalable, ont généralement un sexe absolument déterminé. Les Guêpes et les Abeilles ne donnent ainsi que des mâles, les Pucerons que des femelles. D'autres enfin produisent d'abord des mâles, et plus tard des femelles. La règle, en un mot, est fixe pour chaque espèce ; elle varie d'une espèce à l'autre.

3° *Hétérogénie.* — Certains Insectes donnent naissance à des individus notablement différents d'eux-mêmes. Chez certaines espèces de *Chermes* et de *Cynips*, on a décrit jusqu'à trois générations de formes différentes, naissant toutes par des œufs.

Chez les Pucerons (2), la biologie des phénomènes de la génération est particulièrement compliquée par la présence simultanée des trois phénomènes qui précèdent.

Les œufs fécondés sont pondus à la fin de l'automne et passent l'hiver sans se développer. Au printemps, il en sort des individus, le plus souvent ailés, qui produisent, sans aucune fécondation, d'autres individus semblables à eux. Ces individus vivipares ont l'organisation interne des femelles, mais simplifiée en vue de la parthénogenèse.

Il n'existe pas de vésicule séminale, et l'organe reproducteur se réduit à des tubes ovifères (pseudovarium), identiques d'ailleurs à l'ovaire des femelles.

Plusieurs générations d'individus semblables se succèdent pendant l'été. Mais, à l'automne, apparaissent des individus sexués, des mâles ailés et des femelles aptères qui s'accouplent, et celles-ci pondent les œufs destinés à passer l'hiver.

Des faits plus ou moins analogues se reproduisent chez tous les *Phytophthyres*, et tous sont remarquables par une hétérogénie plus ou moins compliquée.

Le *Phylloxera* en particulier diffère notablement dans son développement

(1) De Lacaze-Duthiers. A. S. N., 3e série, XII-XIX, 1849-1853.

(2) Lichtenstein. *De l'évolution biologique des Pucerons et du Phylloxera en particulier*. Paris, 1883.

biologique des Pucerons proprement dits. L'œuf d'hiver déposé sous l'écorce de la souche donne naissance au printemps à des *individus aptères*, qui produisent, sur les feuilles de la vigne où ils vivent, des galles caractéristiques et donnent sans fécondation plusieurs générations d'individus semblables. Au bout de quelque temps, on voit apparaître *une seconde forme* d'individus, qui sucent les racines et ne tardent pas à acquérir des ailes. Ils vont alors pondre sur les feuilles deux espèces d'œufs : des plus gros naissent des femelles; des petits, des mâles. Ces *individus sexués* sont ailés, mais ils sont absolument dépourvus de trompe et de tube digestif. Ils s'accouplent, et ce sont ces femelles fécondées qui donnent l'œuf d'hiver, par lequel nous avons commencé le cycle.

4° *Pædogenèse.* — Enfin un quatrième ordre de phénomènes constitue ce que l'on appelle la *pædogenèse.* Ils ne se rencontrent que chez quelques Diptères.

Quelques Cécidomyes appartenant au genre *Miastor* n'attendent pas, en effet, d'être à l'état adulte pour se reproduire (1). Les larves sont elles-mêmes capables d'engendrer, et elles donnent parthénogénétiquement naissance à d'autres larves, qui viennent au jour toutes formées.

Les nymphes de Chironome produisent également des œufs qui sont mis en liberté soit au moment de la dernière métamorphose du parent, soit un peu avant.

(1) Wagner. Z. W. Z., t. XIII, 1856. — Schneider. *Zool. Beiträge*, t. III, 1885.

CHAPITRE VIII

VERS. — NÉMATHELMINTHES.

On a, jusqu'à ces derniers temps, réuni sous le même nom de *Vers* un nombre considérable de types, que l'on définissait par leur *corps allongé*, *cylindroïde ou rubané*, *à symétrie bilatérale*, *assez généralement segmenté*, et par l'*absence d'appendices locomoteurs articulés*. Ainsi défini, le groupe des Vers ne pouvait pas être homogène. Reposant surtout sur un caractère négatif, l'absence de pattes articulées, rien ne prouvait que les êtres divers qu'il renfermait eussent entre eux un lien de parenté quelconque.

C'était un groupe de débarras, renfermant les types qui n'avaient pu trouver place ailleurs, et presque aussi mal défini qu'il l'était à l'époque de Linné, qui le premier créa un groupe des *Vermes* (1). Un pareil groupe ne peut pas subsister dans une classification naturelle, et les recherches plus approfondies ont montré la nécessité de son démembrement.

On peut à sa place établir trois embranchements principaux :

1° Les *Némathelminthes* ;

2° Les *Vers ciliés*, comprenant les Rotifères, les Bryozoaires, les Annélides et les Brachiopodes ;

3° Les *Plathelminthes*.

Les deux derniers embranchements semblent pouvoir se relier facilement entre eux, et appartenir par suite à une même série. Les premiers ont des affinités bien plus douteuses. Rien ne nous autorise à les considérer comme apparentés aux Annélides. Un certain nombre de points de leur anatomie les rapprocheraient davantage des Arthropodes ; mais la parenté avec ce dernier groupe est encore loin d'être prouvée.

Outre ces trois grandes divisions, nous aurons à étudier, en appendice, un certain nombre de tout petits groupes, dont les uns semblent se rattacher assez nettement à certains des animaux des trois embranchements principaux, tandis que les autres sont, dans l'état actuel de la science, tout à fait isolés ; on

(1) A cette époque il comprenait tous les animaux qui n'appartenaient ni aux Vertébrés, ni aux Insectes.

en est réduit, pour leur trouver des affinités, à des hypothèses vagues et tout à fait problématiques.

NÉMATHELMINTHES.

On peut réunir sous le nom de NÉMATHELMINTHES un certain nombre d'animaux, faisant partie de l'ancien groupe des *Vers*, et présentant les caractères communs suivants :

1° Ils manquent entièrement de cils vibratiles, et sont revêtus d'une couche chitineuse continue;

2° Leur corps n'est pas annelé;

3° Il ne possède pas d'appendices.

La classe la plus importante de cet embranchement est celle des NÉMATODES. C'est la mieux étudiée, et la plus riche en espèces : elle en contient environ un millier.

Le genre de vie de ces animaux est très variable. Les uns sont libres à toutes les périodes de leur existence, et habitent soit la mer (*Enoplus*), soit les eaux douces ou la terre (quelques *Anguillulidés*); d'autres vivent libres à l'état de larve, parasites à l'état adulte, ou inversement; d'autres enfin passent toute leur existence à l'état de parasites, et tandis que quelques-uns (*Trichina*) achèvent leur développement et leur vie aux dépens de l'individu même où ils sont nés, d'autres (*Cucullanus*), après avoir vécu à l'état de larves dans un individu, ne peuvent devenir adultes qu'à la condition d'*émigrer* dans le corps d'un autre être. Le *Cucullanus elegans* vit à l'état de larve dans les *Cyclops*, à l'état adulte dans l'intestin de la Perche.

Aux NÉMATODES se rattache la classe des GORDIACÉS; beaucoup d'auteurs les considèrent même simplement comme une famille de ce groupe. Mais ils en diffèrent par de nombreux caractères, notamment par la structure des organes génitaux. Nous en ferons une classe à part. Parasites dans la période larvaire, ils sont libres à l'état adulte. Ils ne renferment que le genre *Gordius*, avec trente-quatre espèces.

Les ACANTHOCÉPHALES, ou Échinorhynques, sont encore unis sans conteste aux Nématodes. Eux aussi ne renferment qu'un genre, *Echinorhynchus*, mais avec plus de cent espèces. Celles-ci habitent en parasites l'intestin des Vertébrés, notamment des Oiseaux aquatiques et des Poissons. Un seul, l'*E. gigas*, habite les Mammifères. La larve grandit dans le corps des Crustacés.

En raison de l'intérêt plus grand qui s'attache aux Nématodes, et surtout en raison du doute qui plane encore sur la parenté des autres groupes avec celui-ci, nous croyons préférable d'étudier

d'abord l'organisation complète des Nématodes et leurs rapports zoologiques. Nous aurons ensuite à prendre chacun des autres groupes, à les comparer au précédent, et à rechercher les homologies qui peuvent exister.

§ 1. — *Nématodes.*

Morphologie extérieure. — La forme du corps des Nématodes est extrêmement simple. C'est un long cordon cylindrique, aminci à ses deux extrémités, sans aucune trace de segmentation. Ce n'est que dans des cas fort rares que certaines parties du corps arrivent à se différencier.

Ses dimensions sont parfois fort petites, surtout chez les espèces libres, qui dépassent rarement 1 millimètre. Mais dans les parasites le corps peut atteindre une grande longueur. Fréquemment il ressemble à un long fil extrêmement grêle. D'où le nom de *Filaires* donné à plusieurs de ces animaux. Le plus remarquable à cet égard est le Ver de Médine, *Dracunculus* (*Filaria*) *Medinensis* dont on ne connaît que la femelle. Celle-ci, dont la longueur varie de 30 centimètres à 2 mètres, vit en parasite sur l'homme dans plusieurs régions de l'Asie, de l'Afrique et au Brésil.

Quelquefois la tête se différencie sous forme d'un renflement très apparent (*Ichthyonema globiceps*), ou s'entoure de tubercules qui la rendent facilement reconnaissable (*Ascaris*, fig. 257). Dans d'autres espèces au contraire, la région antérieure s'amincit en un fil extrêmement fin, auquel fait suite le corps, qui est un cordon beaucoup plus épais (*Trichocephalus*, fig. 258). Mais généralement le corps est très régulier, et il est parfois difficile d'en reconnaître l'orientation et les diverses parties.

Téguments. — Les téguments des Nématodes méritent d'appeler tout spécialement l'attention.

Les cils vibratiles manquent totalement, et tout le corps est revêtu par une couche continue cuticulaire de chitine. Ce fait, que nous avons indiqué au chapitre précédent, comme caractéristique des Arthropodes, présente un intérêt considérable ; car ce sont les deux seuls groupes du règne animal, où il puisse être mentionné. Aussi quelques auteurs ont-ils cherché à établir une parenté entre les Nématodes et les Arthropodes. Nous reviendrons plus tard sur la discussion de cette hypothèse.

La *cuticule* est formée de deux couches : l'externe mince et résistante se réfléchit plus ou moins loin à l'intérieur, sur les canaux internes qui viennent déboucher au dehors (tube digestif, organes génitaux), et qui sont ainsi partiellement tapissés par cette

cuticule. La couche interne est formée de lamelles se décomposant elles-mêmes en fibres; elle est beaucoup plus épaisse, surtout dans les gros individus.

Quelquefois la couche externe est ridée, et peut donner l'ap-



Fig. 257. — *Ascaris mystax*, Zed. — *a*, mâle ; *b*, femelle ; *c*, *d*, expansions aliformes de l'extrémité antérieure, vues de face et de profil (VAN BENEDEN).

Fig. 258. — *Trichocephalus hominis*. — *a*, mâle de grandeur naturelle ; *b*, mâle grossi ; *c*, femelle de grandeur naturelle.

parence d'une annulation externe. Mais jamais ces rides ne correspondent à une métamérisation réelle.

C'est à la cuticule qu'appartiennent les divers ornements, franges, papilles, membranes, qui peuvent exister sur le corps des Nématodes.

Au-dessous de la cuticule, et tout contre elle, se trouve une couche tégumentaire, la matrice de la cuticule ; on l'appelle en général *hypoderme;* elle représente en réalité l'exoderme. C'est une couche primitivement formée de cellules, mais qui dans la

suite se transforme en une substance plus ou moins granuleuse (fig. 259, *c*), avec des noyaux épars, et présentant des éléments fibrillaires, qu'on a comparés à des fibres musculaires. La couche granuleuse est particulièrement nette suivant quatre lignes longitudinales : une médio-dorsale (*k*), une médio-ventrale (*k'*), et deux latérales. Ces dernières surtout forment deux gros bourrelets longitudinaux, qu'on nomme les *champs latéraux* (*d*, *e*) et qui sont soutenus par une lamelle chitineuse centrale (*f*).

Couche musculaire. — Les *muscles somatiques* sont aussi disposés longitudinalement, et forment quatre champs musculaires principaux, séparés les uns des autres par les bourrelets de la couche granuleuse. Ils sont formés de cellules musculaires, d'une constitution toute spéciale. La partie principale de chacune est une masse protoplasmique granuleuse, nucléée, vésiculaire et piriforme. Sur leur face externe, directement en contact avec l'exoderme, elles portent un plateau contractile fibrillaire présentant des stries ; c'est la partie utile du muscle, quatre à cinq fois plus petite que la portion vésiculaire. A sa face interne, celle-ci présente d'autres prolongements, qui, suivant le champ musculaire considéré, vont converger, soit sur le bourrelet médio-ventral, soit sur le bourrelet médio-dorsal, soit même vers l'intestin.

Les portions vésiculaires des cellules musculaires et leurs appendices remplissent presque toute la cavité générale, ne laissant que quelques espaces libres, occupés par le liquide cœlomique. La même disposition se retrouve dans tous les types. Toutefois, chez certains, les cellules musculaires sont en fort petit nombre; sur une section transversale, chaque champ musculaire n'en comprend que deux, il en existe ainsi huit en tout.

Schneider établit sur ce caractère la division des Nématodes en deux groupes : les *Polymyaires*, où les quatre champs musculaires ont des cellules nombreuses; les *Méromyaires*, où il n'existe dans chacun que deux rangs de cellules. Il y ajoute encore en troisième ordre celui des *Holomyaires*, où la couche musculaire est continue, au lieu d'être divisée en quatre champs. Mais cet ordre semble reposer sur une erreur d'observation, car tous les Holomyaires, examinés à nouveau depuis, ont montré l'existence des champs latéraux et des bourrelets médians, et doivent par suite rentrer dans les deux premiers groupes.

Appareil digestif. — Tous les Nématodes possèdent un tube digestif s'étendant en ligne droite d'une extrémité à l'autre du corps. Mais il a une tendance notable à entrer en voie de régression ; les divers types présentent à cet égard des degrés assez variables. La bouche est terminale et s'ouvre soit directement à

l'intérieur, soit au fond d'une poche souvent hérissée de dents. Elle est assez fréquemment entourée par des tubercules saillants, ou par des ailes membraneuses.

L'*œsophage*, à section triangulaire, est revêtu intérieurement par une cuticule, qui se rattache à la cuticule externe. Ses parois, à cellules le plus souvent très nettes, contiennent de nombreuses fibres musculaires. Il se dilate postérieurement en un gésier musculeux hérissé parfois de dents (*Oxyuris*, etc.).

L'*intestin moyen* est plus dégradé que l'œsophage : ses parois sont formées par une seule couche de cellules, limitée en dedans et en dehors par une couche chitineuse. Dans plusieurs cas, la réduction est plus complète encore. Chez le *Rhabditis*, *Leptodera*, etc., il n'existe plus que deux files de cellules, placées alternativement d'un côté et de l'autre et circonscrivant un canal médian. Enfin chez la *Trichina spiralis* il n'y a plus qu'une file de cellules, creusée dans toute son étendue d'un canal central.

Les muscles manquent presque toujours; ce n'est que dans des cas fort rares qu'il s'en présente, encore ne se développent-ils qu'à la naissance du rectum, où ils forment une sorte de sphincter.

Le *rectum*, généralement court, est, comme l'œsophage, revêtu par une cuticule; il offre également une tunique musculaire externe. Chez la femelle, il aboutit directement à l'anus. Il reçoit chez le mâle les conduits génitaux, et il se forme ainsi un cloaque commun.

L'*anus* est généralement ventral. Mais dans un assez grand nombre de genres il est terminal ou à peu près, et il est alors entouré parfois d'une sorte d'ombrelle membraneuse (*Strongylus*).

Dans quelques cas, le tube digestif se dégrade bien plus complètement, au point qu'on n'est pas fixé dans ces formes sur la présence d'une bouche ou d'un anus. Ce dernier manque complètement dans l'*Ichthyonema globiceps* et dans le *Mermis*, chez lesquels les diverses parties du tube digestif ne communiquent même plus entre elles.

Il n'existe ni *appareil respiratoire*, ni *appareil circulatoire*.

Le *cœlome*, assez réduit, est rempli d'un liquide coagulable, qui ne contient aucun corpuscule. Ce liquide n'est coloré que dans les cas où l'animal se nourrit de sang. La couleur disparaît promptement quand l'animal cesse de vivre dans ce milieu.

Appareil excréteur. — L'appareil excréteur, toujours présent, est formé de deux tubes longitudinaux terminés en cœcum, dont la paroi est constituée par une couche granuleuse à noyaux épars,

formée de cellules fusionnées. Ces deux tubes occupent les champs latéraux. Ils se réunissent en avant en un canal commun qui vient déboucher près de la tête à la face ventrale. En arrière ils s'oblitèrent en cul-de-sac. Le liquide incolore, que sécrètent ces organes, n'est mis en mouvement et chassé au dehors que par les contractions générales du corps, puisqu'il n'y a pas de cils vibratiles.

Système nerveux. — Le système nerveux, en connexion étroite avec les champs latéraux, se compose d'un anneau œsophagien,

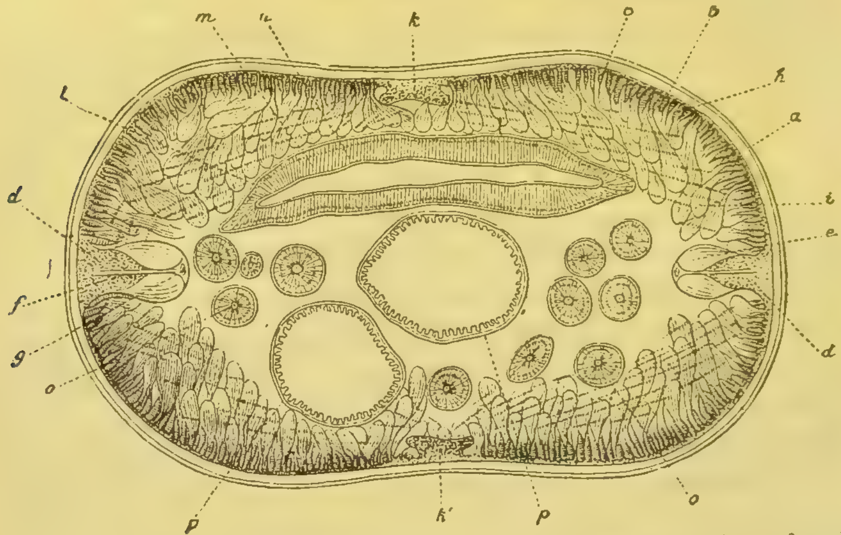


Fig. 259. — Coupe transversale d'*Ascaris lumbricoïdes*, Clap., femelle, passant par la région moyenne du corps, au niveau des tubes génitaux. — *a*, cuticule ; *b*, sa couche fibrillaire ; *c*, exoderme granuleux ; *d*, soulèvement en bourrelet de l'exoderme prenant part à la formation des champs latéraux, *e* ; *f*, repli de la cuticule des champs latéraux, pénétrant dans la masse granuleuse et la divisant en deux moitiés dans le sens longitudinal ; *g*, canal excréteur ; *h*, portion fibreuse striée des cellules musculaires ; *i*, leur portion vésiculaire dirigée vers l'intérieur du corps ; *k*, bourrelet de l'exoderme constituant la ligne médio-dorsale ; *k'*, ligne médio-ventrale ; *l*, membrane basilaire de l'intestin ; *m*, épithélium cylindrique de l'intestin ; *n*, cuticule interne ; *o*, tubes ovariens coupés transversalement et montrant les ovules groupés régulièrement autour du rachis ; *p*, les deux utérus coupés transversalement, et montrant les replis de leur épithélium papillifère. Chez l'adulte ils sont remplis d'œufs qui n'ont pas été reprćsentés (C. Vogt et Yung).

très voisin de la bouche, et soudé sur son trajet avec les quatre champs d'épaississement de la couche hypodermique. Il renferme des cellules nerveuses, concentrées plus spécialement en trois amas, méritant à peine le nom de ganglions. Seul, le ganglion ventral est un peu volumineux ; il est attaché au côté postérieur de l'anneau œsophagien, sur la ligne médio-ventrale ; les deux autres, dans les champs latéraux, sont seulement indiqués par des cellules nerveuses peu nombreuses, qui se retrouvent sur une assez grande longueur de ces champs.

Les nerfs sont au nombre de treize principaux : six d'entre eux, antérieurs, se rendent aux mamelons cutanés qui entourent la bouche, et qui paraissent être des organes des sens spéciaux. Les sept autres nerfs sont dirigés en arrière :

1° Les *nerfs latéraux*, les plus volumineux, suivent la partie antérieure des champs latéraux ;

2° Quatre autres nerfs, les *nerfs submédians* de Schneider, partent du collier œsophagien au niveau des champs musculaires sur la face ventrale et sur la face dorsale.

3° *Sur la ligne médio-ventrale* existe un dernier *nerf*, qui suit toute la longueur du corps, et va se terminer dans un *ganglion anal*, situé en avant de l'anus. Rien ne prouve qu'il représente la chaîne ventrale des Annélides ; car aucun caractère essentiel ne

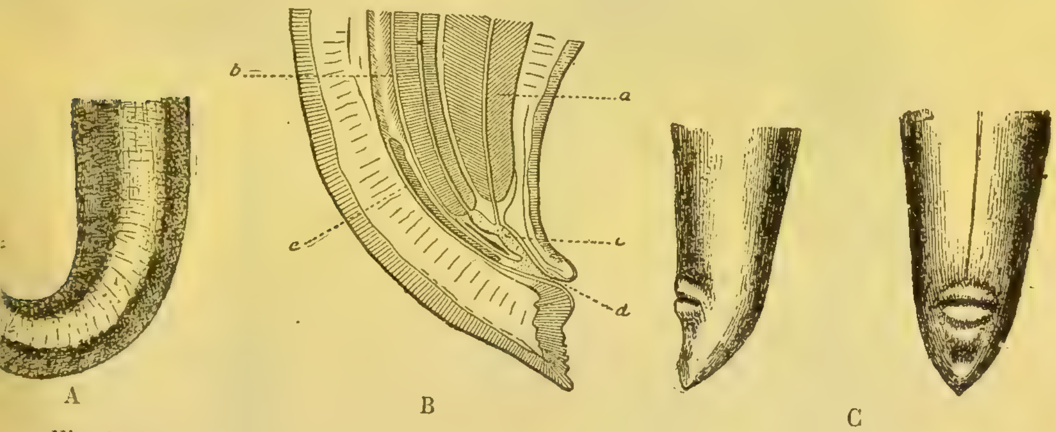


Fig. 260. — *Ascaris lumbricoïdes*, Clap. — A, extrémité postérieure d'un mâle. — B, coupe sagittale de la même ; *a*, vésicule séminale ; *b*, intestin ; *c*, cloaque ; *d*, anus ; *e*, spicule. — C, extrémité postérieure d'une femelle vue de profil et de face (Leuckart).

le distingue des autres nerfs. Le nerf médio-dorsal signalé par Leuckart n'a pas été retrouvé par Vogt et Yung. Il existe sans doute d'autres nerfs enfouis dans les champs musculaires. Les filets issus de tous ces nerfs courent dans l'hypoderme et innervent des papilles sensorielles éparses à la surface de la peau.

Organes des sens. — Comme organes des sens, outre les papilles déjà signalées, on n'a à citer que les yeux qu'offrent quelques espèces libres (*Enoplus*, *Phanoglene*, *Enchelidium*). Ces yeux, situés près du collier nerveux, sont de simples taches pigmentaires, parfois complétées par une lentille. Ils sont toujours fort réduits.

Organes génitaux. — Les Nématodes ont tous les sexes séparés.

1° *Appareil génital mâle*. — Les mâles sont généralement plus petits que les femelles dont ils se distinguent aussi par leur

extrémité postérieure recourbée en crochet vers la face ventrale (fig. 260 A).

On voit en général saillir par l'orifice cloacal deux spicules chitineux, utilisés dans la copulation. De plus, des papilles jouant un rôle analogue couvrent aussi la face ventrale. Rien de semblable ne se voit chez la femelle, où l'extrémité postérieure ne montre que l'orifice anal, à lèvres saillantes, ventral et subterminal (fig. 260, *c*).

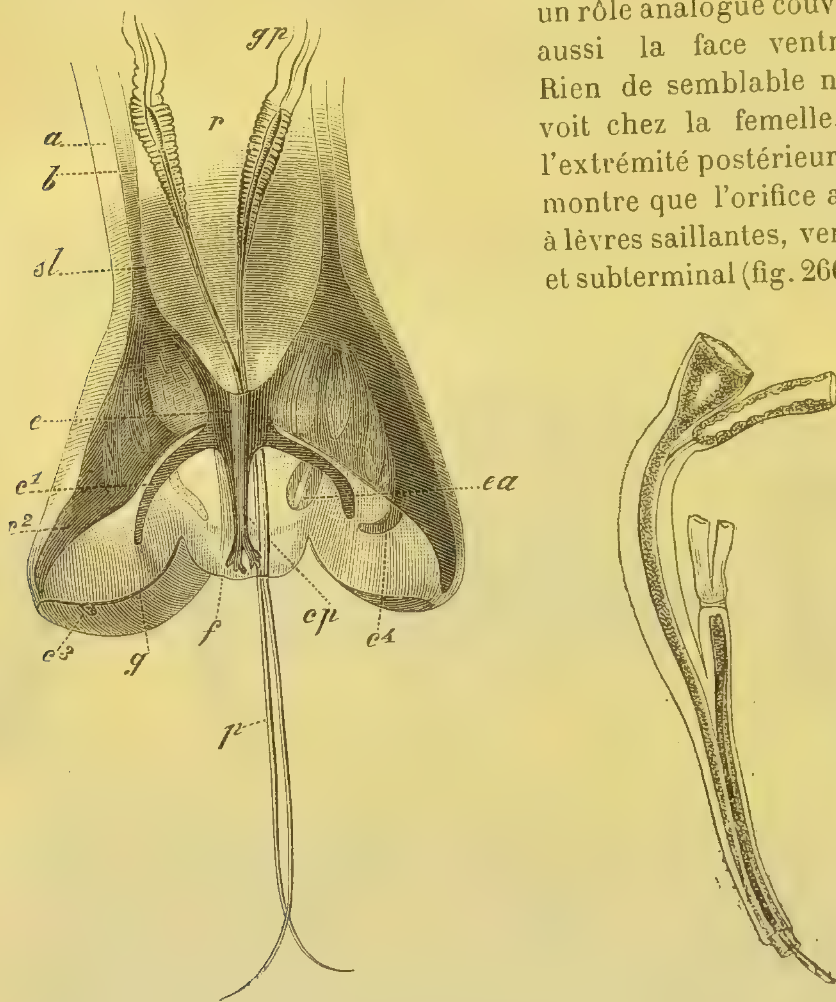


Fig. 261. — *Ankylostomum duodenale*, Dubini. — Bourse copulatrice du mâle, vue par la face dorsale. — *a*, cuticule ; *b*, couche musculaire ; *e*, *ea*, *ep*, c^1-c^4, côtes cuticulaires soutenant la bourse ; *f*, lobe dorsal de la bourse ; *g*, bord du lobe latéral gauche ; *gp*, gaîne du spicule ; *p*, spicule ; *r*, rectum ; *sl*, champ latéral (Schulthess).
Fig. 262. — Cloaque et spicule du *Trichocephalus dispar*, Rudolphi (Leuckart).

L'*appareil mâle* est constitué simplement par un long tube, ayant, chez les *Ascaris*, huit fois la longueur du corps, entortillé dans la moitié postérieure de la cavité générale, et débouchant tout près de l'anus. On peut y distinguer, d'après des particularités de structure, un *testicule*, un *conduit déférent*, une *vésicule séminale*, et un *canal éjaculateur*. Dans les deux premières parties la paroi est purement protoplasmique, avec de nombreux

noyaux; les autres régions ont au contraire un épithélium très net, auquel se joint dans le canal éjaculateur un revêtement musculaire. Il n'existe pas en général de glandes accessoires. Les cellules de la partie terminale du tube sont les cellules mères des spermatozoïdes. Elles descendent, après s'être détachées, tout le long du canal, et se divisent seulement dans sa portion externe, le *canal déférent*. Les spermatozoïdes eux-mêmes sont globuleux, dépourvus de flagellum, et présentent seulement des mouvements amiboïdes. Ils vont s'accumuler dans la *vésicule séminale*, qui communique avec le cloaque par le *canal éjaculateur*. Ce dernier, grâce aux muscles dont sa paroi est tapissée, peut lancer le sperme avec force, au moment de la copulation.

Les Nématodes possèdent des *organes de copulation* assez variables. Ce sont en général des spicules chitineux qui se logent dans des sacs étroits appendus à la paroi dorsale du cloaque. Ils peuvent, grâce à des muscles spéciaux, faire saillie au dehors, à travers les lèvres du cloaque. Au moment de la fécondation, le mâle saisit la femelle par son extrémité recourbée, et les deux spicules pénètrent dans la vulve qu'ils maintiennent béante. D'autres fois l'appareil copulateur est un simple pénis, formé par la partie terminale du conduit éjaculateur, qui se dévagine au dehors (*Trichina*). Dans les *Strongylides*, il se développe une bourse copulatrice (fig. 261), formée par une lame cuticulaire pareille à une ombrelle, entourant l'orifice génital. Cet appareil fonctionne comme organe d'accouplement, et est muni de papilles sensorielles dont la disposition, très variable, est utilisée pour la classification des espèces.

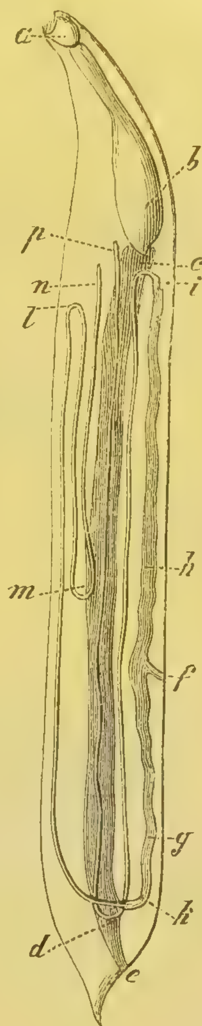


Fig. 263.—*Ankylostomum duodenale*, Dubini. — Schéma de l'appareil femelle. — *a*, bouche; *b*, œsophage; *c*, intestin; *d*, rectum; *e*, anus; *f*, vulve et vagin; *g* utérus postérieur, se continuant en *k* avec l'ovaire *l*, *m*, *n*; *h*, utérus antérieur se continuant par l'ovaire *i*, *p* (Schulthess).

2° *Appareil génital femelle*. — L'appareil génital femelle n'est pas beaucoup plus compliqué (fig. 263). Il se compose de deux longs tubes enroulés, qui finissent par se réunir en un seul tube, le *vagin*. Celui-ci, après un court trajet,

débouche par la *vulve*, généralement vers le milieu du corps, ou dans la moitié antérieure.

Comme dans le mâle, des diversités dans la structure permettent de reconnaître trois parties dans le tube génital :

1° La portion initiale est l'*ovaire*. Elle est limitée par une cuticule que tapisse intérieurement une couche de cellules allongées en forme de fibrilles. Les cellules ovulaires y sont rangées en files à l'intérieur chez les petites espèces. Chez les grandes, elles sont portées sur un rachis médian, autour duquel elles rayonnent (fig. 259, *o*). A mesure qu'on descend dans l'ovaire, le rachis s'amincit et les ovules grossissent à ses dépens.

2° A l'ovaire fait suite l'*oviducte*, où commence à apparaître une couche musculaire, qui va aller en s'épaississant jusqu'au vagin.

3° La portion suivante, le *réceptacle séminal*, est caractérisée par la présence de lamelles protoplasmiques ramifiées, qui pénètrent dans la lumière du conduit, et la divisent en chambres irrégulières; leurs formes sont si changeantes, qu'on a émis l'opinion que ces lamelles étaient de nature amiboïde.

Dans les mailles de ce réseau circulent les ovules et avec eux une quantité énorme de spermatozoïdes. C'est donc là vraisemblablement que s'effectue la fécondation.

4° Enfin la dernière partie de ce tube est l'*utérus*, à épaisses parois musculaires. C'est là que l'œuf s'entoure d'une double coque membraneuse, et superficiellement d'une couche albumineuse, qui agglutine les œufs entre eux. Le vagin est lui aussi musculaire; il sert de canal d'expulsion ; les œufs n'y subissent aucune modification.

Le type que nous venons de décrire est plus spécialement celui de l'*Ascaris Lumbricoïdes*. Les variations sont peu importantes. Parfois (*Oxyurus*, *Ankylostomum*) les deux glandes génitales, au lieu d'être parallèles, sont l'une en avant, l'autre en arrière de la vulve, sans que le type soit autrement modifié. Souvent aussi, la poche copulatrice, destinée à recevoir le sperme, est distincte du tube ovarien, et débouche au point d'union des deux tubes. Dans ce cas, c'est le vagin qui est chargé de sécréter la coque. Celle-ci n'apparaît en effet dans tous les cas qu'après la fécondation.

Le développement se fait en général hors de l'utérus. Mais un certain nombre de types sont vivipares. L'utérus se développe alors, occupant toute la cavité générale, et rejetant sur le côté les autres organes (fig. 264). Il peut même arriver, par suite du volume croissant occupé par les embryons dans l'utérus, que les viscères maternels soient entièrement détruits, la mère se réduit alors à un sac de chitine qui protège les jeunes embryons.

Les Nématodes présentent des faits remarquables dans leur développe

ment. La plupart de ces faits tiennent surtout à la condition parasitaire où ils sont réduits et aux migrations qui en résultent.

Les espèces constamment libres (*Enoplus*) se développent directement.

Les autres ont une étiologie des plus variées : quelquefois la larve se développe dans la terre, tandis que l'adulte vit en parasite sur les plantes (*Tylenchus tritici*, dans l'épi de blé, *T. putrefaciens*, dans l'Oignon) ou chez les Vertébrés (*Dochmius*, *Strongylus*). Chez les *Oxyuris* et *Trichocephalus*, la vie libre se réduit beaucoup : l'embryon se développe dans l'œuf, et c'est à l'intérieur de ce dernier qu'il est avalé par l'hôte, — en général un Vertébré, — aux dépens duquel il doit vivre.

Chez d'autres, c'est au contraire la vie larvaire qui se passe en parasitisme chez les Vers (*Rhabditis pellio*), chez les Bourdons et les Guêpes (*Sphærularia*) ou d'autres Insectes (*Mermis*), tandis que l'animal adulte est libre et vit sur la terre ou dans l'eau.

D'autres fois enfin, les deux formes sont parasites, mais il y a toujours migration; si toute la vie se passe dans le même hôte, il y a changement dans les organes infestés : la *Trichina spiralis* vit à l'état de larve dans l'intestin du porc et dans celui de l'homme, à l'état adulte dans leurs muscles ; le *Syngamus trachealis* habite successivement l'estomac, les sacs aériens, les bronches et la trachée des Oiseaux.

Plus souvent la larve et l'adulte n'habitent pas le même hôte, l'*Ollulanus* va du Rat au Chat, le *Cucullanus elegans* du *Cyclops* à la Perche, etc.

Enfin le mode le plus remarquable est l'hétérogonie signalée déjà p. 74, chez les *Rhabdonema*, où se succèdent deux formes sexuées, l'une hermaphrodite libre, l'autre bisexuée parasite. Dans la *Leptodera appendiculata*, dont l'une des formes est parasite de l'*Helix*, les deux formes sont dioïques.



Fig. 264. — *Filaria Medinensis*, Gmelin. — Coupe transversale menée à 5 centimètres environ de l'extrémité antérieure. L'utérus, rempli d'embryons, occupe toute la cavité générale ; le tube digestif et l'ovaire ont été rejetés tout à fait vers la droite, où on aperçoit leur coupe.

Position zoologique des Nématodes. — Nous venons d'énumérer les principaux faits biologiques qui caractérisent le développement des Nématodes.

On comprend qu'un pareil état de parasitisme ait dû influer d'une façon considérable sur l'ontogénie, particulièrement pour les espèces dont la larve est parasite. Mais, même si l'on s'adresse aux *Enoplidés*, qui vivent à l'état libre d'une façon permanente, l'embryogénie ne fournit aucune donnée qui permette de rattacher à un autre le groupe qui nous occupe.

Parmi les renseignements que donne l'étude anatomique comparée des animaux adultes, deux seulement doivent ici être retenus :

1° La présence d'une cuticule, et, comme conséquence, l'absence complète de cils vibratiles.

2° La forme des spermatozoïdes, qui, au lieu de présenter un flagellum, comme ceux de la plupart des autres animaux, constituent une masse de protoplasma nu, présentant uniquement des mouvements amiboïdes.

Il est remarquable que ces deux caractères se rencontrent ensemble dans le règne animal chez les Arthropodes, comme nous l'avons déjà montré. On

en a conclu à une parenté entre les deux groupes, et les Némathelminthes détachés des Vers ont été réunis aux Arthropodes.

Il ne nous semble pas que la raison invoquée soit suffisante pour autoriser ce rapprochement. Il ne suffit pas d'un seul caractère pour permettre des rapprochements entre les divers groupes ; il faut en outre une série de faits embryogéniques, ou tirés de l'Anatomie comparée, qui relient entre elles les formes considérées, et montrent leurs mutuelles homologies. Nous ne trouvons ici rien de pareil. Tandis que tous les Arthropodes peuvent être reliés entre eux par l'une des méthodes que nous venons d'indiquer, aucun point commun ne les rattache aux Nématodes. Les appendices qui existent déjà dans les stades les plus inférieurs et dont la disparition n'est dans ce groupe qu'un phénomène d'adaptation secondaire, rencontré seulement chez les Parasites ou chez quelques formes larvaires d'adaptation des Insectes, ne se montrent jamais chez les Nématodes.

L'hypothèse de ce rapprochement est née de la tendance qu'a notre esprit à tout ramener à une même formule, à tout généraliser. Partant de cette idée, on considère la présence de la chitine et des spermatozoïdes sans flagellum, comme une *exception* dans le règne animal. En conséquence, la même exception, se reproduisant dans un autre groupe, ne peut être expliquée que par une parenté avec le premier. La conclusion tombe d'elle-même si au lieu de considérer le revêtement chitineux comme une exception, on le considère simplement comme un état particulier des cellules ectodermiques, pas moins général que le revêtement ciliaire.

Si la chitine s'est développée dans une série phylogénique, elle peut de la même façon s'être développée dans une autre, sans parenté avec la première. Il n'y a pas plus de raison de réunir ces deux séries dans un groupe commun, qu'il n'en est de rattacher les unes aux autres tous les animaux possédant un revêtement cilié et des spermatozoïdes flagellés.

Rien ne nous autorise donc à affectuer la réunion proposée, si, comme nous l'avons admis en principe, les liens qui relient les êtres d'un même embranchement sont des liens réels de parenté, impliquant une commune origine. On peut admettre à la rigueur un tel groupe, mais à la condition de ne voir dans le lien qui les relie ainsi qu'une analogie de structure sans rapport avec la phylogénie.

D'ailleurs, pourquoi vouloir ainsi absolument rattacher les Nématodes à un autre groupe? Lorsqu'on a affaire à des êtres élevés en organisation, segmentés, compliqués, on comprend qu'il faille de toute nécessité admettre une forme originelle simple, qui aurait donné naissance à ces êtres. Lorsque nous étudierons les Brachiopodes, nous verrons que l'esprit se refuse à admettre que ce soit là un groupe autonome, ne se rattachant à aucun autre éteint ou encore vivant. De même pour les Vertébrés, trop complexes pour ne pas avoir une série d'ancêtres plus simples qu'eux-mêmes. Une pareille nécessité ne s'impose pas pour les Nématodes, qui sont des animaux relativement peu compliqués, et qui semblent devoir être considérés comme de simples mérides. Rien n'empêche d'admettre qu'ils descendent d'une forme larvaire particulière, se rattachant plus ou moins à la forme gastrula, qui est la forme indifférente commune d'où peuvent découler tous les types supérieurs aux Protozoaires. Cette forme, déjà nettement nématode, aurait parfaitement pu se transformer directement en *Rhabditis* par exemple. Dans ces conditions, les Nématodes constitueraient une série indépendante ; c'est là, semble-t-il, la conclusion qui résulte de l'état actuel de la science, et celle qui doit être admise, tant que des recherches plus approfondies n'auront pas apporté des faits nouveaux, faisant entrevoir une parenté possible avec un autre groupe.

§ 2. — *Acanthocéphales.*

Les *Acanthocéphales*, avec leur unique genre *Echinorhynchus*,

sont encore plus dégradés par le parasitisme que les Nématodes (fig. 265). Le corps vermiforme se termine en avant par une trompe protractile, hérissée de crochets à l'aide desquels l'animal se fixe et perfore les tissus de son hôte. Cette trompe est rattachée par une sorte de cou au corps proprement dit, ridé transversalement, mais totalement dépourvu d'annulation. Elle peut s'invaginer entièrement grâce à des muscles rétracteurs qui s'insèrent à sa base et vont s'attacher aux parois du corps.

Les *téguments* ressemblent beaucoup à ceux des Nématodes.

Une mince cuticule recouvre l'hypoderme (ectoderme) et s'étend sur tout le corps. L'ectoderme, assez épais, se compose d'une masse granuleuse sillonnée de fibres circulaires et longitudinales au milieu desquelles se voient de nombreux noyaux. On peut le considérer comme formé d'un syncitium de cellules fusionnées. On y distingue un réseau très riche de canaux. A la surface interne, se trouve la couche musculaire; celle-ci diffère de ce que nous avons vu chez les Nématodes, par la présence d'une couche externe de fibres transversales, doublant la couche de fibres longitudinales internes. Les cellules musculaires sont assez analogues à celles des Nématodes.

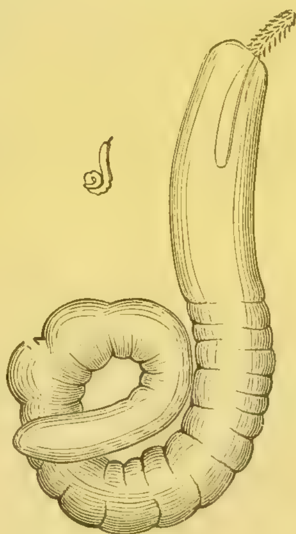


Fig. 265. — *Echinorhynchus proteus*, Westrumb.

A la partie antérieure, sur les côtés du cou, l'ectoderme forme deux épaississements remarquables semi-lunaires, les *lemnisques*, dont le rôle est encore mal connu. D'après les observations que Mégnin avait publiées sur la larve, on avait cru qu'elles représentaient un tube digestif rudimentaire. Mégnin avait cru, en effet, trouver dans les embryons une bouche et un pharynx contenus dans la trompe. Dans ce pharynx débouchaient deux canaux, revêtus d'énormes cellules et présentant de remarquables arborescences latérales. C'est aux dépens de ces corps que se produisaient les lemnisques. Dès lors, on devait les comparer aux branches digestives des Plathelminthes, dont elles semblaient être une réduction. Mais Kœhler n'a pas retrouvé les prétendus organes digestifs décrits par Mégnin. La larve n'a pas plus de bouche que l'adulte. Les lemnisques sont formés d'ailleurs aux dépens de l'ectoderme, et il semble qu'on doive y voir des organes d'excrétion plus ou moins modifiés.

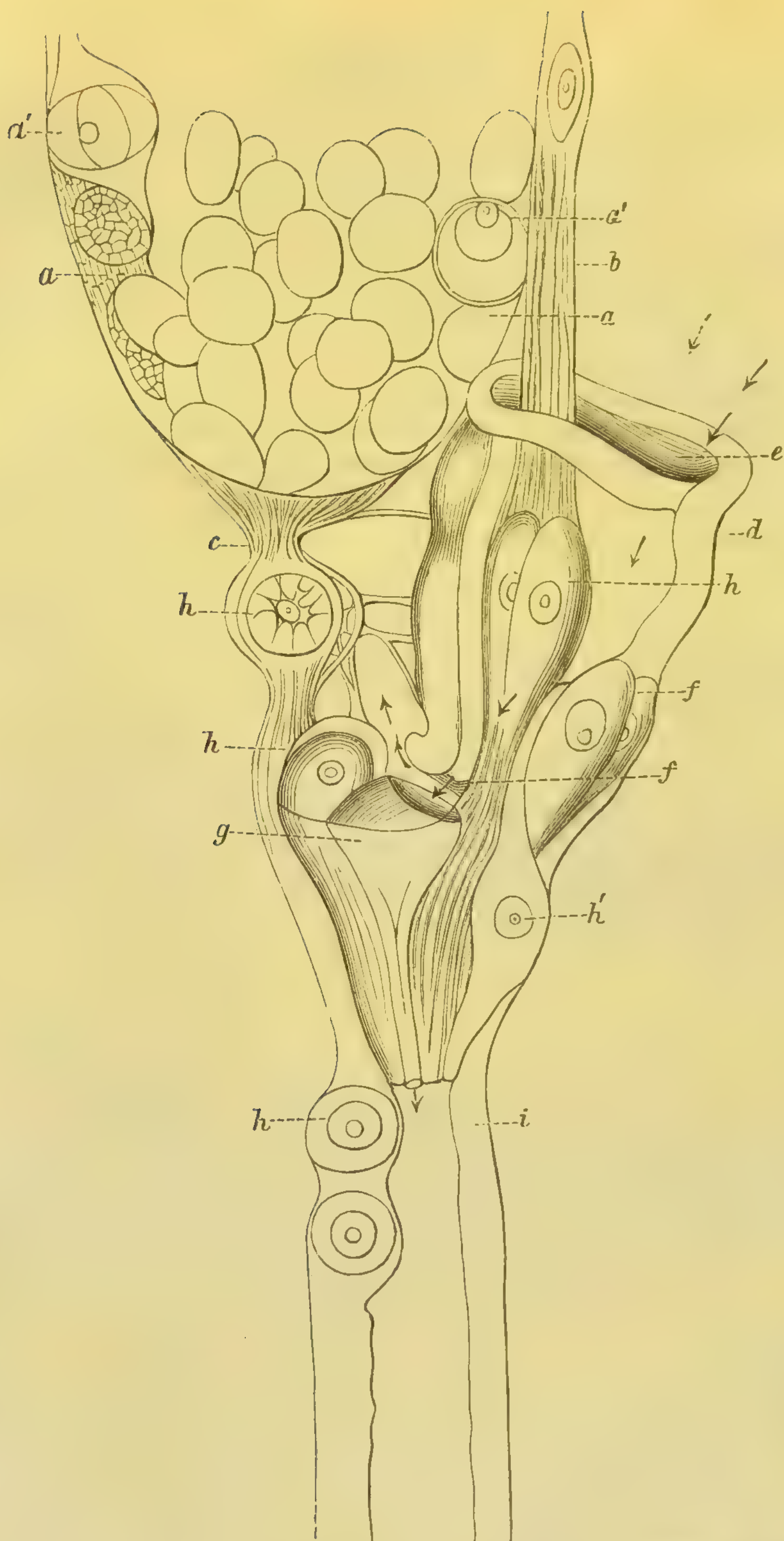


Fig. 266. — Ovaire et cloche utérine d'*Echinorhynchus proteus*, Westrumb. — *a*, ovaire entouré du ligament suspenseur; *a'*, glandes de l'ovaire; *b* et *c* prolongements du ligament suspenseur sur les parois et à l'intérieur de la cloche; *d*, cloche de l'utérus; *e*, *f*, ses ouvertures supérieure et inférieure; *g*, entonnoir, conduisant les œufs amenés par la cloche dans l'oviducte, *i*; *h* et *h'*, glandes unicellulaires des parois de la cloche. — Les flèches indiquent la direction suivie par les œufs sous l'impulsion des mouvements péristaltiques de la cloche.

Il n'existe pas d'*appareil digestif*. Chez l'adulte, la nutrition se fait facilement par osmose à travers les téguments. Les sucs nutritifs se répandent dans les canaux réticulés que nous avons signalés dans l'ectoderme. Ceux-ci aboutissent à un vaisseau circulaire placé dans le cou, et donnent aux deux lemnisques un réseau extrêmement riche, résultant de la transformation des arborescences que Mégnin a décrites chez la larve.

Le cœlome lui-même se remplit de liquide par osmose. Plongé dans l'eau, l'animal se gonfle et lance l'eau avec force, quand on vient à percer sa paroi avec une aiguille.

Les *organes des sens* manquent totalement. Le *système nerveux* se réduit à un ganglion placé au fond de la gaine de la trompe et donnant des nerfs dans toutes les directions. Chez le mâle, il existe en outre deux ganglions génitaux, reliés entre eux et au ganglion antérieur par des commissures.

Les *sexes* sont séparés ; dans le mâle comme dans la femelle, les produits sexuels se forment dans la cavité d'une tige médiane creuse, s'étendant depuis la trompe jusqu'à l'extrémité postérieure du corps.

Il se forme ainsi, chez le mâle, deux testicules, placés l'un en avant de l'autre. Leurs canaux déférents se réunissent en un canal éjaculateur commun, où débouchent également trois ou quatre paires de glandes accessoires. Après avoir présenté une dilatation, il se termine dans un pénis rétractile, enfermé au repos dans une vaste poche qui peut se dévaginer en une bourse copulatrice.

Chez la femelle, le ligament génital est un simple manchon à l'intérieur duquel se développent les œufs ; peu à peu, ceux-ci grossissent, déchirent le manchon où ils ont pris naissance et tombent dans la cavité générale qu'ils remplissent tout entière. A la partie postérieure, se trouve une matrice musculaire animée de contractions rythmiques. Elle communique avec l'extérieur par un vagin fermé par un sphincter, et avec le cœlome par un organe en forme d'ombrelle, qui fait saillie dans sa cavité. L'extrémité de la tige ovarienne passe dans l'orifice de l'ombrelle, ou est attachée aux bords de cet orifice (fig. 266).

L'œuf est fécondé dans le corps même de la mère, et n'est pondu qu'après avoir subi une première segmentation. Il est alors avalé par un Invertébré, variable suivant l'espèce. Mais il ne subit son développement définitif que lorsque ce premier hôte est mangé par un Vertébré.

§ 3. — *Gordiacés.*

Les Gordiacés, considérés autrefois simplement comme une famille des Nématodes, semblent, d'après les recherches de Vejdovsky, devoir constituer une classe à part. Cet auteur les considère même comme des Annélides dégénérées. Ce sont des Vers extrêmement allongés, ne présentant aucune différenciation visible à l'extérieur et ressemblant à un filament de caoutchouc.

Malgré leur existence libre dans les eaux douces, ils présentent une dégradation remarquable. Le *tube digestif* est souvent oblitéré dans sa partie antérieure, ainsi que la bouche ; mais l'anus persiste à la partie postérieure. Pourtant, Vejdovsky a décrit dans quelques espèces un tube digestif complet.

La *cuticule* présente des ornements variés suivant les espèces ; au-dessous d'elle se trouvent l'ectoderme et la couche musculaire. L'ectoderme ne présente pas de champs latéraux. Il est formé par des cellules bien nettes en avant et en arrière, tandis que la portion médiane est constituée uniquement par une substance granuleuse, avec des noyaux épars. La couche musculaire est peu épaisse, mais continue, interrompue seulement à la face ventrale. Le cœlome est presque entièrement comblé par un parenchyme lâche ne laissant libre qu'une petite cavité centrale.

Les divers organes sont noyés dans ce tissu. Les plus importants sont :

1° *La corde nerveuse ventrale*, formée de fibres et de cellules ganglionnaires, rattachée à un anneau péripharyngien, et aboutissant en arrière à un ganglion caudal d'où partent deux branches nerveuses ;

2° *Un canal excréteur* dorsal ;

3° L'*appareil génital*, qui est assez compliqué, et diffère notablement de celui des Nématodes. Les ovaires sont disposés par paires métamériques. Les œufs se rendent dans deux sacs à œufs, placés latéralement, où ils atteignent leur maturité. Ils remplissent alors toute la cavité générale, et le parenchyme se réduit à une série de lamelles mésentériques, revêtues d'endothélium. Les œufs mûrs s'échappent ensuite par deux oviductes débouchant dans un utérus terminal. Avant leur sortie, les œufs sont fécondés par le sperme qui a été conservé dans un réceptacle séminal placé au-dessus du rudiment de l'intestin.

L'appareil mâle est construit sur un plan tout à fait analogue.

Les *Gordius*, libres à l'état adulte, présentent deux formes larvaires successives également parasites. Leur étude biologique

est encore assez obscure, relativement surtout aux hôtes sur lesquels elles vivent en parasites.

Mais un fait intéressant pour nous est la forme même que présente la première larve. Elle présente, en effet, une tête invaginable, armée à sa base de trois cercles d'épines, et terminée à son sommet par trois crochets. Ces larves ressemblent un peu à des Échinorhynques, et on a voulu voir là un lien de parenté. Dans cette hypothèse, qui nous semble donc acceptable, les *Gordius* seraient des descendants libres d'Échinorhynques parasites. Ainsi s'expliquerait la dégradation organique étrange, dont sont frappés ces êtres, pourtant libres.

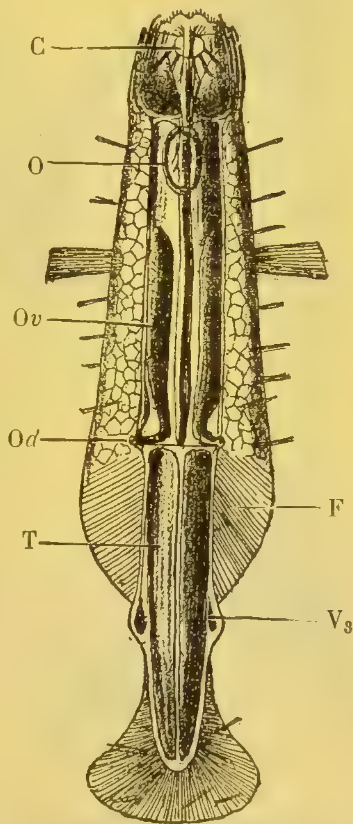


Fig. 267. — *Spadella draco*, vu par la face ventrale (Hertwig). — C, ganglion ; O, organe olfactif ; *Ov*, ovaire ; *Od*, oviducte ; T, testicule ; F, nageoire postérieure ; *Vs*, vésicule séminale.

Nous pouvons placer ici l'étude d'un certain nombre de formes, de nature douteuse. Quelques auteurs les rattachent aux Némathelminthes. Rien n'est moins prouvé qu'un pareil rapprochement. L'endroit où nous plaçons leur histoire ne doit rien faire préjuger de leurs affinités. Nous les étudions ici, uniquement parce qu'il n'existe pas de raisons plus plausibles pour les étudier ailleurs. Ce sont des formes aberrantes sur la nature desquelles nous ne savons à l'heure actuelle absolument rien.

Elles sont au nombre de quatre :

1° Les *Chætognathes*.
2° Les *Chætosomidés*.
3° Les *Desmoscolécides*.
4° Les *Échinodères*.

Chætognathes. — Les *Chætognates* sont adaptés à une vie essentiellement pélagique, et leurs représentants (*Sagitta* et *Spadella*) nagent à la surface de toutes les mers.

La *forme du corps* n'a plus la simplicité qu'elle offrait dans les groupes précédents.

Le corps (fig. 267) se divise en trois régions : la *tête* recouverte par une sorte de capuchon, le *corps* et la *queue*. Cette division est indiquée même intérieurement par la présence de deux cloisons transversales.

Les *organes de locomotion* sont très développés, ils consistent en une (*Spadella*) ou deux (*Sagitta*) paires de nageoires latérales, avec une nageoire caudale. Ces appendices, qui ont fait prendre quelque temps les *Sagitta* pour des Poissons, sont soutenus par une lamelle cartilagineuse, et mus par des muscles striés.

Le corps est recouvert par une fine *cuticule*, qui surmonte un ectoderme formé de plusieurs couches de cellules. La tunique musculaire est formée par quatre bandes longitudinales, mais sans champs latéraux nettement formés.

Le *tube digestif* est bien développé et pourvu d'une bouche et d'un anus

situé immédiatement en avant de la queue. L'épithélium digestif est formé d'une couche uniforme, glandulaire dans la portion moyenne, et revêtue extérieurement sur la partie antérieure par des fibres musculaires.

Le cœlome est entièrement libre et se prolonge jusque dans la queue.

Il est divisé dans toute l'étendue du corps, en deux moitiés, par une cloison mésentérique dorso-ventrale. Dans la région antérieure, cette cloison sert ainsi à fixer l'intestin, situé entre les deux chambres.

Les *Chætognathes* sont hermaphrodites.

Les appareils des fonctions de relation présentent un développement en rapport avec le genre de vie de ces animaux.

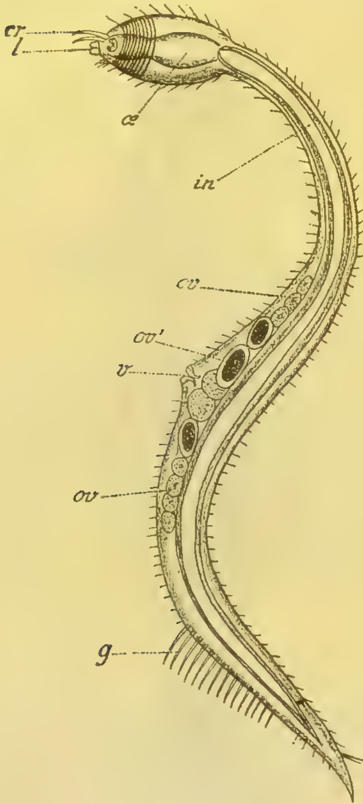


Fig. 268. — *Chætosoma Claparedii*: *cr*, crochets céphaliques; *l*, lèvres; *œ*, œsophage; *in*, intestin; *ov*, ovaire; *ov'*, œufs développés; *v*, vagin; *g*, baguettes locomotrices (Metschnikoff).

Le *collier œsophagien* est très allongé, s'étendant du ganglion sus-œsophagien, placé dans la tête, au ganglion sous-intestinal, situé vers le milieu du corps. Ces deux ganglions, surtout le dernier, donnent un très grand nombre de nerfs se divisant en un riche plexus qui innerve l'ectoderme. Deux petits ganglions, en rapport avec le ganglion cérébroïde, innervent les muscles somatiques.

Les *organes sensoriels* sont nombreux : ils comprennent une paire d'yeux, innervés par le ganglion sus-œsophagien, un anneau cilié probablement olfactif, situé en arrière des yeux; et enfin une multitude de poils tactiles épars sur les diverses parties du corps.

Chætosomidés. — Peut-être est-ce à cette place qu'il faut ranger les *Chætosomes*, petits vers marins ou d'eau douce, découverts par Dujardin et qui sont répartis en trois genres : *Chætosoma*, *Tristicochæta* et *Rhabdogaster*. Ils paraissent présenter des caractères intermédiaires aux Nématodes et aux Chætognathes. Ils offrent en effet (fig. 268) un corps hérissé de petites soies très fines avec une tête plus ou moins distincte portant une couronne de crochets mobiles. L'organe le plus remarquable est ce que Claparède avait considéré comme une double nageoire. C'est en réalité une double ou triple (*Tristicochæta*) rangée de baguettes capitées, placées sur la face ventrale en avant de l'anus. Ces animaux s'en servent pour ramper au milieu des algues. Tandis que la morphologie extérieure rappelle les Chætognathes, l'anatomie interne au contraire se rapproche de celles des Nématodes. C'est à ce titre qu'on considère les Chætosomes comme intermédiaires entre les uns et les autres. Mais ces rapports sont encore trop vagues, et même trop peu connus, pour qu'on puisse avoir aucune idée positive à ce sujet.

Desmoscolécidés. — Les *Desmoscolex* forment également un groupe aberrant, dont la position systématique est encore inconnue, mais qui, sous plus d'un rapport, se rapproche des Nématodes. Ce sont également de petits vers marins microscopiques (fig. 269 A), dont le corps présente des bourrelets annulaires, portant à peu près tous une paire de soies, tantôt sur la face ventrale, tantôt sur la face dorsale. L'intestin est droit ; le système nerveux n'est pas connu, mais il existe deux taches ocellaires sur la tête. Les organes

génitaux, portés sur des individus distincts, sont sacculaires. Le mâle a deux spicules copulateurs chitineux, et la femelle deux longues soies sur le onzième anneau. Il y a incertitude au sujet de la détermination des faces ventrale et dorsale. Contrairement à ce que dit Greef, ces animaux ramperaient sur la face dorsale au moyen de leurs soies.

ÉCHINODÈRES. — Les *Échinodères* (fig. 269 B) découverts par Dujardin, ont le corps allongé et revêtu d'une cuticule chitineuse; il est formé de onze à douze anneaux. Chacun d'eux, sauf les quatre premiers, est formé d'une grande plaque dorsale et de deux petites lamelles ventrales armées d'épines. Le premier anneau, la tête, est globuleux et peut s'invaginer entièrement dans la cavité viscérale; il porte une couronne de longs crochets, qui se recourbent en arrière quand la tête est dévaginée. Le second anneau porte lui-même une couronne de crochets, et c'est par des invaginations et des dévaginations successives de cet anneau que se fait la locomotion. Le dernier anneau est bifurqué, et porte généralement deux longues épines. La bouche est terminale et s'ouvre dans un pharynx protractile armé de six ou huit épines bi-articulées. A la suite, vient un œsophage musculaire, également armé de petites épines, et enfin un intestin droit s'ouvrant par un anus terminal. Le système excréteur est représenté par une paire de sacs situés dans le neuvième anneau; ils s'ouvrent par un conduit cilié sur les côtés, près de la face dorsale. Le système nerveux se composerait, d'après Greef, de deux rubans latéraux unis à la partie antérieure, et portant des taches oculaires. Mais Reinhardt n'a pas retrouvé cette disposition. Les Échinodères sont dioïques, les glandes génitales sont sacculaires dans les deux sexes et débouchent dans le dernier segment. Leur position zoologique est tout à fait indécise. On les a longtemps groupés avec les Gastérotriches dans le groupe commun des *Nématorhynques*, mais cette assimilation semble reposer surtout sur la ressemblance extérieure. L'absence de cils vibratiles les rapproche des Némathelminthes. Mais l'organisation est trop peu connue pour qu'on puisse émettre même une hypothèse à cet égard.

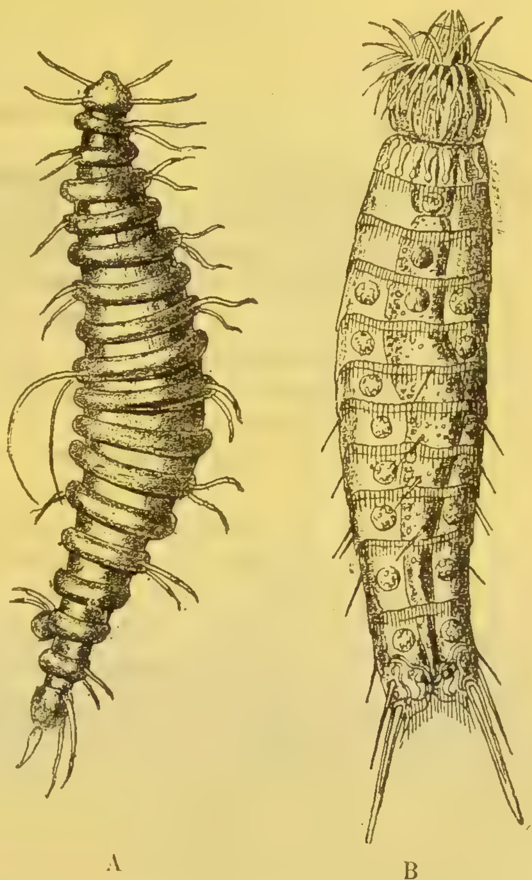


Fig. 269. — A, *Desmoscolex minutus*, Clap. — B, *Echinoderes Dujardinii.*

CHAPITRE IX

VERS CILIÉS

CLASSIFICATION

SOUS-EMBRANCHEMENT I. — MONOMÉRIDES.

Classe I. — Rotifères (1). — Ex. : *Floscularia, Stephanoceros, Melicerta; Rotifer; Hydatina; Noteus, Brachionus; Asplanchna*, etc.

Groupes satellites : 1° Gastérotriches (2).
2° Dinophilidés.

Classe II. — Bryozoaires.

I. O. Entoproctes. — *Pedicellina, Loxosoma.*

II. O. Ectoproctes.

1. S.-O. Phylactolèmes. — Ex. : *Cristatella, Alcyonella, Fredericella, Plumatella.*

2. S.-O. Gymnolèmes. — Ex. : *Cellepora, Eschara, Bugula, Flustra, Alcyonidium* (3), etc.

Groupes apparentés : 1° Pterobranches. — *Rhabdopleura* (4), *Cephalodiscus* (5).
2° Phoronidés. — *Phoronis* (6).

SOUS-EMBRANCHEMENT II. — POLYMÉRIDES [= ANNÉLIDES].

Classe I. — Annélides [= Chétopodes].

I. O. Archiannélides (7). — *Polygordius, Protodrilus, Ctenodrilus, Histriobdella.*

II. O. Polychètes (8).

(1) Eckstein. Z. W. Z., t. XXXIX, 1883. — Plate, J. Z., t. XIX, 1885.

(2) Ludwig. *Die Ordnung Gasterotricha*, Z. W. Z., t. XXVI, 1875. — Butschli, id., ibid.

(3) Allman. *A Monograph of the freshwater Polyzoa*, 1856. — Nitsche, Z. W. Z., t. XX, XXI et XXV, 1870, 1871, 1875 ; — Joliet, A. Z. E., t. VI, VII et IX, 1877, 1878, 1880 ; — Hincks, *A history of British marine Polyzoa*. London, 1880.

(4) Ray Lankester. Q. J., t. XXIV, 1884.

(5) Mac Intosh. *Challenger Reports*, t. XX, 1887.

(6) Cori. Z. W. Z. t. L, 1891.

(7) Foettinger. *Histriobdella*, A. B., t. V, 1884 ; — Fraipont. *Polygordius*, Fauna und Fl. des Golfes von Neapel, 1887.

(8) Claparède. *Les Annélides Chétopodes du golfe de Naples*. Genève, 1868-1870. — Id. *Recherches sur la structure des Annélides sédentaires*, Genève, 1873. — Ehlers. *Die Borstenwürmer*, Leipzig, 1864-1868 ; — De Quatrefages. *Histoire naturelle des Annelés* (suites à Buffon), Paris, 1865. — Meyer. *Studien über den Körperbau der Anneliden*, M. S. Neapel, t. VII, 1887. — Eissig. *Die Capitelliden*. Fauna und Fl. der Golfes von Neapel, 1887.

1. S.-O. Errantes. — Ex. : *Aphrodite, Polynoe; Amphinome; Eunice; Nereis, Nephthys; Glycera; Syllis, Autolytus, Myrianida; Phyllodoce; Alciope; Tomopteris.*

2. S.-O. Sédentaires. — Ex. : *Cirratulus; Capitella; Ophelia; Arenicola; Clymene, Chætopterus; Aricia; Chlorhæma; Pectinaria; Terebella; Sabella, Spirographis, Myxicola, Serpula, Spirorbis.*

III. O. Oligochètes (1).

1. S.-O. Limicoles. — Ex. : *Enchytræus; Lumbriculus; Tubifex; Naïs, Dero, Chætogaster.*

2. S.-O. Terricoles. — Ex. : *Lumbricus, Criodrilus.*

CLASSE II. — GÉPHYRIENS.

I. O. Armés (2). — Ex. : *Echiurus, Bonellia.*

II. O. Inermes (3). — Ex. : *Sipunculus, Phascolosoma.*

III. O. Priapulides (4). — *Priapulus.*

CLASSE III. HIRUDINÉES (5). — Ex. : Gnathobdellidés : *Hirudo, Nephelis;* — Rhynchobdellidés : Ex. : *Piscicola, Pontobdella, Clepsine.*

SOUS-EMBRANCHEMENT III. — BRACHIOPODES (6).

CLASSE I. — ARTICULÉS (7). — Ex. : *Terebratula, Waldheimia; Rhynchonella; Thecidium; Argiopa* (8).

CLASSE II. — INARTICULÉS (9). — *Crania, Discina, Lingula.*

Nous pouvons réunir, sous le nom de Vers ciliés, un certain nombre de types, présentant un exoderme cilié, une cavité générale bien nette, et pouvant se rattacher assez facilement les uns aux autres par des caractères tirés soit de l'anatomie comparée soit de l'embryogénie.

La forme originelle de tous les êtres de ce groupe peut être considérée comme différant peu de la larve *Trochosphère*, qu'on retrouve si fréquemment dans le développement ontogénique. C'est un organisme piriforme (fig. 5, p. 24) à cœlome très net, à bouche latérale, et anus terminal. Le caractère essentiel est la présence d'une couronne de cils en avant de la bouche. Elle limite

(1) VEJDOVSKY. *System und Morphologie der Oligochæten.* Prag, 1884. — EDM. PERRIER. *Les Lombriciens terrestres*, A. M. t. IX, 1872.

(2) DE LACAZE DUTHIERS. *La Bonellie*, A. S. N., 4e série, t. X, 1858. — GREEF, *Nova acta*, t. XLI, 1879.

(3) SELENKA. *Die Sipunculiden*, Wiesbaden, 1883. — ANDREÆ, Z. W. Z., t. XXXVI, 1881.

(4) APEL. Z. W. Z., t. XLII, 1885.

(5) BOURNE. Q. J., t. XXIV, 1884. — WHITMAN. Q. J., t. XXVI, 1886.

(6) HANCOCK. *Organisation of Brachiopoda.* Ph. Tr., t. CXLVIII, 1858.

(7) VAN BEMMELEN. J. Z., t. XVI, 1883.

(8) SCHULGIN. Z. W. Z., t. XLI, 1885. — SCHIPLEY. M. S. Neapel, t. IV, 1883.

(9) JOUBIN. *Recherches sur l'anatomie des Brachiopodes inarticulés.* A. Z. E., 2e série, t. IV, 1886.

un *lobe préoral*, en forme de calotte; c'est l'épiblaste de celui-ci qui donne naissance au ganglion sus-œsophagien. Le second caractère important de la trochosphère est la présence de canaux excréteurs pairs, s'ouvrant d'une part à l'extérieur, et communiquant d'autre part avec la cavité générale par des entonnoirs ciliés. Ce sont les *néphridies*.

Ce type de larve se rencontre déjà chez les ROTIFÈRES et les BRYOZAIRES. Les premiers sont même à l'état adulte comparables à une trochosphère plus ou moins modifiée. Ils en conservent les caractères essentiels.

Les BRYOZOAIRES sont un peu plus modifiés ; la larve se fixe de bonne heure ; de plus la gemmiparité est chez eux poussée à un haut degré, et ils forment d'abondantes colonies, qui sont placées dans des conditions tout à fait équivalentes à celles où se trouvent les Phytozoaires ; aussi elles rappellent à s'y méprendre celles que nous avons déjà rencontrées chez les Hydraires. Mais ici l'état colonial est réduit à la plus grande simplicité. La division du travail est loin d'être aussi développée. Les divers individus sont en général semblables entre eux ; ils ne se solidarisent en aucune façon ; chacun d'eux, pris isolément, est comparable à une Trochosphère, ou, si on veut, à un Rotifère.

On peut donc réunir les deux groupes en un même sous-embranchement, les MONOMÉRIDES, caractérisés par ce fait que leur corps est constitué par un seul méride, ces mérides pouvant d'ailleurs s'associer en des colonies, où ils sont tous équivalents.

Les ANNÉLIDES POLYCHÈTES ont également une larve trochosphère, mais celle-ci bourgeonne, à son extrémité postérieure, une série de mérides, qui restent associés en colonie linéaire, et forment les segments consécutifs de l'Annélide, qui est par suite un zoïde. Les Annélides se relient de leur côté par l'Anatomie comparée d'une façon très nette aux HIRUDINÉES et aux GÉPHYRIENS. Les Géphyriens inermes ont d'ailleurs aussi une trochosphère. La disparition de cette larve dans les autres types ne doit pas nous étonner outre mesure. Ce sont en effet des groupes terminaux, ayant subi une évolution considérable, quelques-uns même fortement modifiés par le parasitisme. On doit donc s'attendre à voir la marche normale du développement subir de graves atteintes, et certains stades de l'ontogénie disparaître, sous l'effort de l'accélération embryogénique et du trouble apporté par l'état parasitaire.

Quoi qu'il en soit, il est légitime de réunir les Annélides, les Géphyriens, et les Hirudinées dans un même groupe, auquel on

peut donner le nom de POLYMÉRIDES, par opposition au premier.

Nous devons encore rattacher à cet embranchement le groupe des BRACHIOPODES. A ne considérer que la forme adulte, il semble au premier abord n'y avoir rien de commun entre les Brachiopodes et les Vers ciliés précédemment énumérés. Ils paraîtraient plutôt devoir être rattachés aux Mollusques. C'est ce qu'avaient fait les anciens anatomistes ; mais l'étude du développement montre d'étroites affinités avec les Annélides d'une part, avec les Bryozoaires de l'autre. Ce sont des zoïdes individualisés, et formés de mérides entièrement fusionnés. La réalité de ces rapports zoologiques sera discutée plus loin d'une façon plus approfondie; ce qui précède suffit pour le moment à légitimer ce rapprochement.

Nous devrons dans l'étude de l'embranchement des Vers ciliés suivre l'ordre logique que nous avons déjà adopté pour les Cœlentérés, et qui s'impose toutes les fois qu'un même groupe renferme des individualités d'ordres divers.

Nous étudierons d'abord les *Monomérides*, c'est-à-dire les individus simples, puis les *Polymérides*, colonies de mérides, enfin les *Brachiopodes*, qui constituent un type complexe, dont les diverses parties se sont totalement solidarisées et fusionnées en une parfaite unité.

A. MONOMÉRIDES.

MORPHOLOGIE EXTÉRIEURE DES ROTIFÈRES. — Les ROTIFÈRES sont des Vers de très petite taille, non métamérisés. Ils sont presque tous recouverts par une cuticule mince, insoluble dans la potasse faible, et plus rigide à la partie postérieure ; elle forme dans certains genres (*Brachionus*, *Noteus*, etc.) une véritable cuirasse; elle est interrompue en avant, et s'y termine par un bord fréquemment hérissé d'épines. Cette cuticule présente parfois des rides transversales ; mais cette division ne correspond à aucune segmentation interne ; elle est simplement liée à la grande mobilité des animaux.

Le nom de Rotifères leur vient de la présence, dans la région antérieure du corps dépourvue de cuticule, d'un disque généralement divisé en deux lobes circulaires, et pourvu de longs cils perpétuellement en mouvement; cet *appareil rotateur*, toujours présent, sert à la locomotion de l'animal. La portion postérieure du corps est généralement distincte, retrécie, et porte le nom de *pied ;* à sa base s'ouvre l'anus, opposé à la bouche. Le pied, qui manque parfois (*Asplanchna*) et dont la longueur est variable, se

termine par un disque, ou plus souvent par deux stylets, qui, grâce aux petites glandes qui les recouvrent, permettent la fixation momentanée de l'animal. Dans des cas plus rares, la fixation est permanente (*Seison*, *Paraseison*). L'animal peut alors se construire un tube (*Melicerta*, *Stephanoceros*, *Floscularia*), dont l'origine est mal connue. D'autres se disposent en groupes, toujours réunis par l'extrémité de leur pied; tels sont les *Conochilus* où les colonies sont sphériques, et les *Megalotrocha* où elles sont fixées. Ces exceptions à part, les Rotifères sont essentiellement nageurs. Un caractère de la plus grande importance, à cause de sa constance dans tous les types, est l'existence d'un appareil de mastication, le *mastax*, à la portion moyenne du tube digestif.

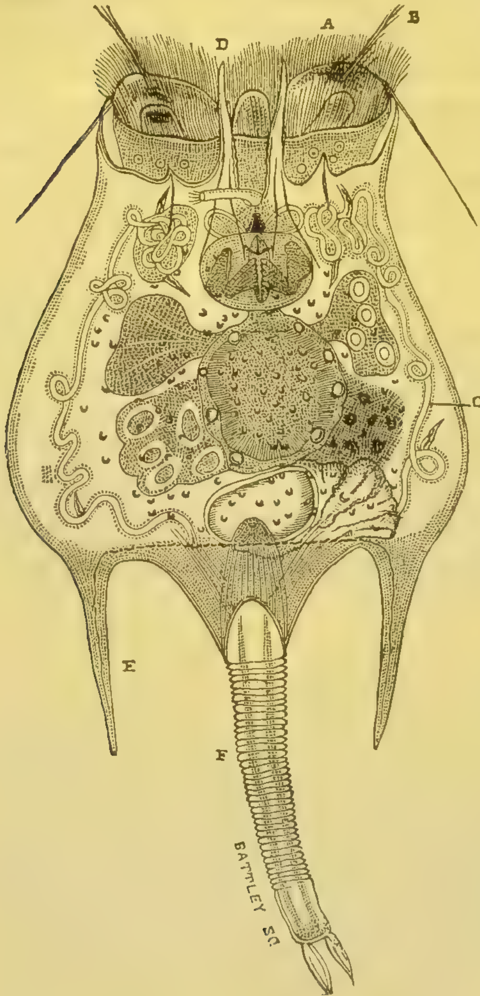


Fig. 270. — *Brachionus Bakeri*, Ehrbg. — A, organe rotateur; B, soies; C, tube néphridien; D, épines antérieures entre les bases desquelles sort le tentacule; E, épines postérieures; F, pied.

Le type le plus simple des Rotifères et par suite aussi de tout le groupe des Vers ciliés est la *Trochosphæra*, découverte par Semper aux Philippines. C'est un animal presque semblable aux larves d'Annélides les plus simples (larve de Lovén), à peu près sphérique, dépourvu de queue ou d'appendices, et dont l'appareil rotateur est réduit à une couronne ciliaire équatoriale, interrompue seulement en deux points diamétralement opposés. La bouche est garnie d'une seconde couronne de cils.

Ces deux zones ciliées se retrouvent dans l'appareil rotateur de tous les Rotifères : la couronne interne correspond à la couronne préorale de la larve Trochosphère; la zone externe, dont les cils sont moins longs, à une seconde couronne représentée

aussi fréquemment chez les larves; c'est la plus variable. Elle ne manque que dans des cas fort rares, par suite d'un phénomène de régression, au moment du passage à l'état adulte (*Balatro*, *Apsilus*). D'une manière générale, il est constitué par un épaississement céphalique, longuement cilié, qui sert à la fois à la locomotion de l'animal et à l'appel des matières alimentaires vers la bouche. Dans les cas les plus simples (*Hydatina*) c'est une simple couronne de cils, un peu ondulée; plus souvent cette couronne est profondément bilobée (*Brachionus*) et divisée en deux zones. Dans la *Floscularia*, l'appareil rotateur se divise en cinq lobes, qui, chez les *Stephanoceros*, s'allongent en forme de bras. Enfin, dans les *Philodina*, la partie centrale de l'appareil est exsertile et fonctionne comme une ventouse, qui permet à l'animal de ramper à la façon des sangsues. L'appareil est fort réduit chez les Rotifères parasites (*Albertia*, *Notommata*), et, chez les *Paraseison* également fixés, il est réduit à deux buissons de cils.

Morphologie extérieure des Bryozoaires. — Sauf le genre *Loxosoma*, tous les Bryozoaires forment des colonies; tantôt les individus naissent sur des stolons ramifiés, tantôt ils bourgeonnent à côté les uns des autres, de manière à couvrir des surfaces continues. Tous sont fixés, sauf la *Cristatella*, dont la colonie est rampante (fig. 274).

On a considéré chaque individu comme se composant de deux parties : une *loge* (*zoécie* ou *cellule*), et un *polypite*, qui peut se retirer dans la loge ou en sortir plus ou moins complètement.

Au point de vue anatomique, cette distinction n'a aucune raison d'être; la loge n'est autre chose que l'enveloppe extérieure du corps, l'ensemble des téguments, tandis que le polypite est l'ensemble des organes internes ; il est formé essentiellement par le tube digestif, recourbé en U, et relié au fond de la loge par un cordon nommé *funicule* (fig. 271, *d*), qui va se relier au funicule des autres individus de la colonie. La zoécie et le polypite ne doivent donc pas plus être séparés que les viscères et les téguments d'un animal quelconque. Nous verrons que cette nomenclature a été inspirée à Joliet par le processus curieux de rénovation que montrent les Bryozoaires.

La partie antérieure se termine par un disque tantôt circulaire, tantôt en forme de fer à cheval : le *lophophore*. Sur ce disque s'insère une couronne de tentacules au centre de laquelle est la bouche. La position de l'anus par rapport au cercle des tentacules sert à distinguer les deux grandes subdivisions des Bryozoaires. Dans les *Entoproctes*, l'anus est à l'intérieur du cercle tentaculaire (fig. 272). Chez les *Ectoproctes*, il est à l'extérieur.

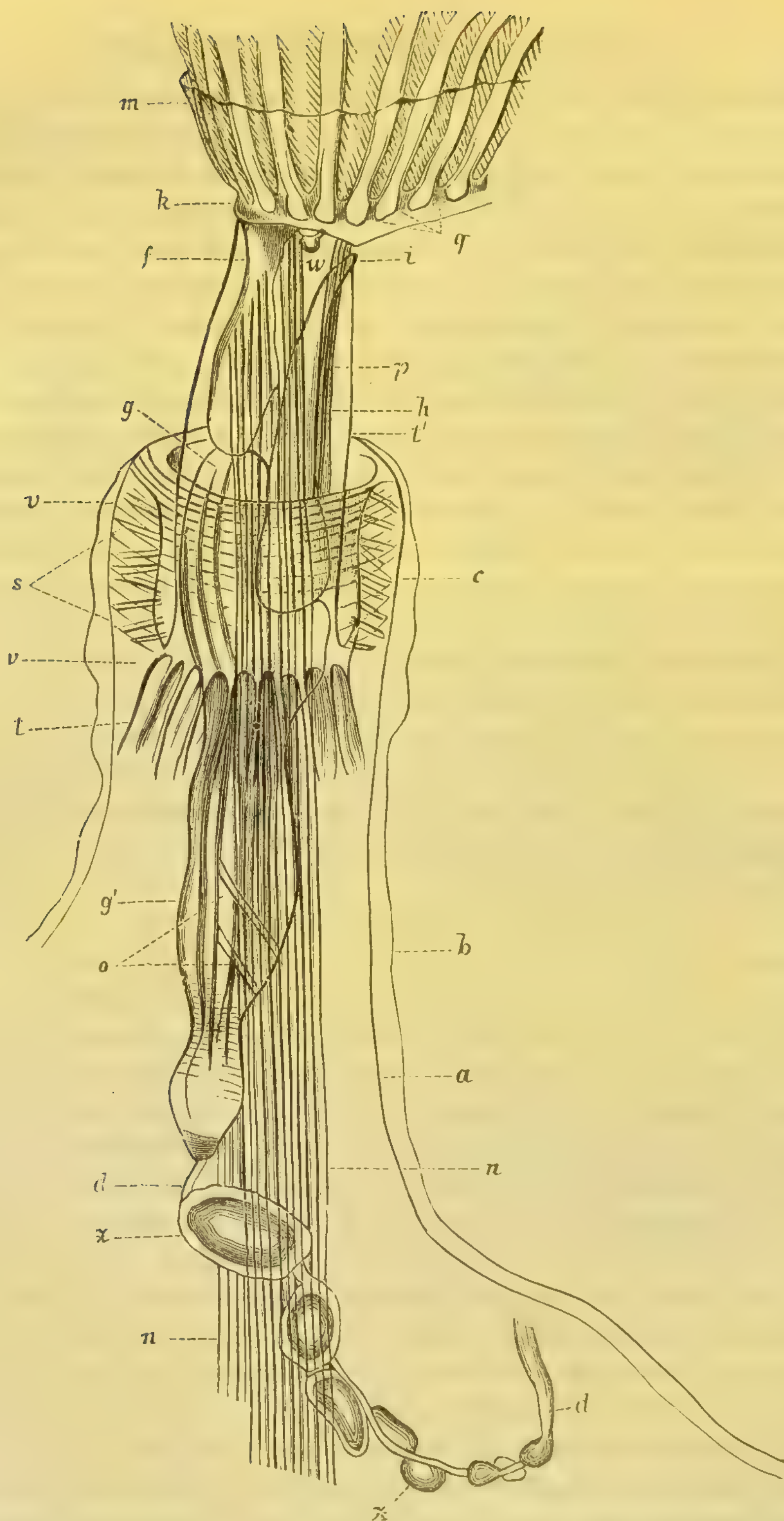


Fig. 271. — Un individu très grossi de *Plumatella repens*, L., avec le polype épanoui. — *a*, endocyste ; *b*, ectocyste ; *c* [le trait doit être prolongé un peu plus vers la gauche], partie réfléchie de l'endocyste ; *t'*, gaîne propre des tentacules ; *f*, œsophage ; *g*, partie antérieure de l'intestin stomacal ; *g'*, sa partie cœcale ; *h*, rectum ; *i*, anus ; *k*, lophophore ; *n*, muscles rétracteurs ; *o*, rétracteurs accessoires ; *p*, rétracteurs du lophophore ; *s*, *t*, muscles pariéto-vaginaux antérieurs et postérieurs ; *v*, muscles pariétaux ; *w*, ganglion nerveux ; *z*, statoblaste ; *d*, funicule (Allmann).

Ces derniers, à leur tour, se divisent en *Gymnolèmes* ou *Stelmatopodes*, où la couronne de tentacules est circulaire, et *Phylactolèmes* ou *Lophopodes* où le lophophore est en fer à cheval, le cercle des tentacules étant interrompu en face de l'anus.

Tentacules des Bryozoaires. — Les tentacules des Bryozoaires présentent des caractères assez différents si on les considère chez les *Entoproctes* et les *Ectoproctes*. Dans les premiers, que l'on considère à juste titre comme les plus simples et les plus primitifs de l'ordre, on rencontre une couronne circulaire de 12 à

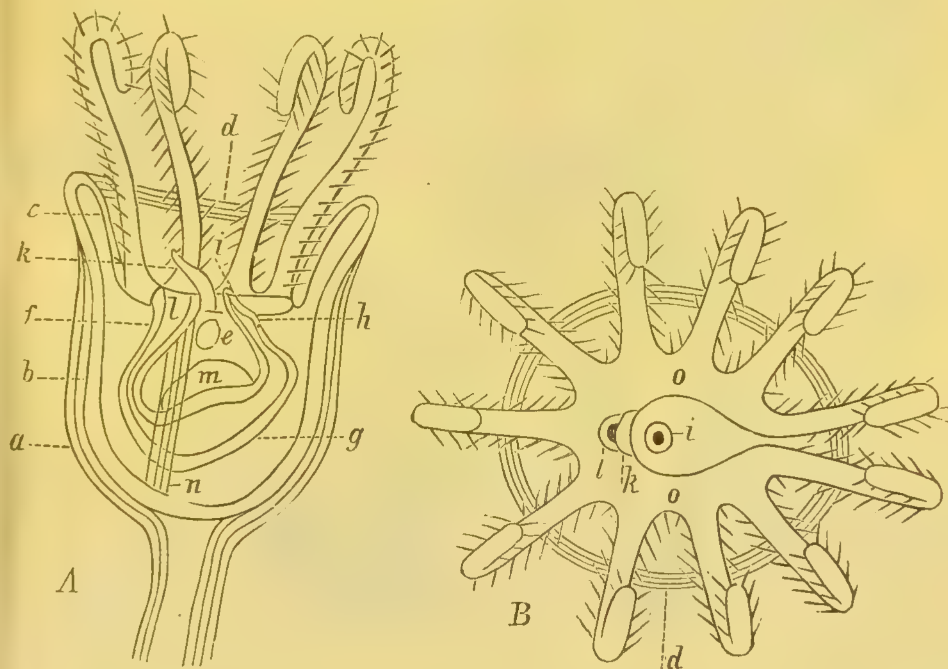


Fig. 272. – Schéma d'une *Pedicellina*. — A, en coupe optique longitudinale ; B, vue du pôle oral. — *a*, ectocyste ; *b*, endocyste ; *c*, partie réfléchie de l'endocyste ; *d*, muscles marginaux du disque ; *e*, ganglion ; *f*, œsophage ; *g*, estomac ; *h*, rectum ; *i*, anus ; *k*, épistome ; *l*, bouche ; *m*, organes génitaux ; *n*, muscle rétracteur ; *o*, lophophore.

20 bras, nombre pouvant se réduire à 8. Ces tentacules *pleins* ne sont pas rétractiles, mais peuvent se replier sous une sorte de capuchon, simple prolongement des téguments, qui peut se contracter grâce à un sphincter circulaire. Ainsi fait, l'appareil tentaculaire est tout à fait comparable à l'appareil rotateur de certains Rotifères fixés, qui, lui aussi, est formé de bras disposés en couronne, comme nous l'avons vu dans le *Stephanoceros*. Ces relations, jointes à la forme des larves de Loxosomes, bien semblables à des Rotifères avec des yeux et des fossettes ciliées, indiquent une parenté non équivoque des deux groupes.

L'appareil brachial est plus modifié chez les *Ectoproctes*. Les

bras sont creux et reçoivent le sang de la cavité du corps. Le capuchon contractile se transforme en une gaîne circulaire qui surmonte l'ectocyste, et qui peut s'invaginer et se dévaginer par le jeu de muscles spéciaux. Le lophophore n'est que l'épanouissement de la partie supérieure de cette gaîne en un plateau en forme de fer à cheval, qui supporte les tentacules. Ceux-ci sont donc gouvernés par la gaîne contractile, et peuvent, en même temps qu'elle, rentrer dans la loge ou faire saillie au dehors.

TÉGUMENTS (LOGE) DES BRYOZOAIRES. — Les téguments des Bryozoaires présentent des dispositions assez spéciales. Ils sont rendus rigides jusqu'à une certaine hauteur par une cuticule extérieure, chitinisée, souvent incrustée de calcaire, et toujours

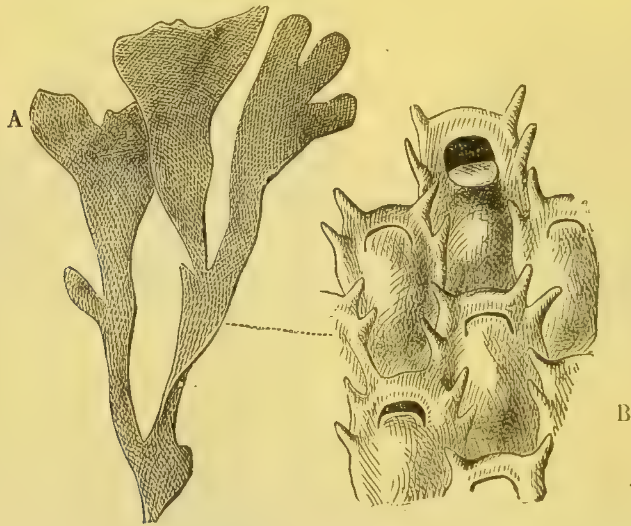


Fig. 273. — *Flustra foliacea*, L. A, la colonie entière. — B, grossie, montrant les zoécies et leur opercule.

anhiste. C'est l'*ectocyste*. Au-dessous de lui se trouve le tégument proprement dit, que Joliet appelle l'*endocyste*, et qui comprend successivement : une couche épithéliale exodermique, longtemps ignorée, mais mise en évidence par Ostroumoff, par l'imprégnation de nitrate d'argent ; au-dessous, une sorte de syncytium, résultant de la fusion de cellules, et longtemps considéré comme la couche superficielle, puis un tissu conjonctif aréolaire, un réseau de fibres musculaires entrecroisées, et enfin l'endothélium de la cavité générale, reposant sur une membrane basale.

L'ectocyste constitue ce qu'on nomme communément la *loge* du Bryozoaire. Il limite en effet une sorte de cavité, où le polype peut s'invaginer. L'ouverture de la loge peut être simple (*Cyclostomes*) ; d'autres fois elle peut se fermer soit par une lèvre en forme

d'opercule (*Chilostomes*), soit enfin par des replis de la gaîne, ou par une couronne de soies (*Cténostomes*).

MORPHOLOGIE DES COLONIES DE BRYOZOAIRES. — La faculté de bourgeonner est, avons-nous dit, générale chez les Bryozoaires. Dans les cas les plus simples, les blastozoïdes une fois formés se séparent les uns des autres, comme chez l'Hydre verte.

Mais c'est là une exception, qu'on ne rencontre guère que chez le *Loxosome*, le plus simple des Bryozoaires. Dans ce type, les divers individus vivent en général côte à côte, mais sans relations autres que celles dues au voisinage. Ils couvrent fréquemment la peau des *Capitella*, l'extrémité caudale des Phascolosomes, les tubes des Phyllochétoptères ou vivent en commensalisme avec des Éponges, ou d'autres Bryozoaires.

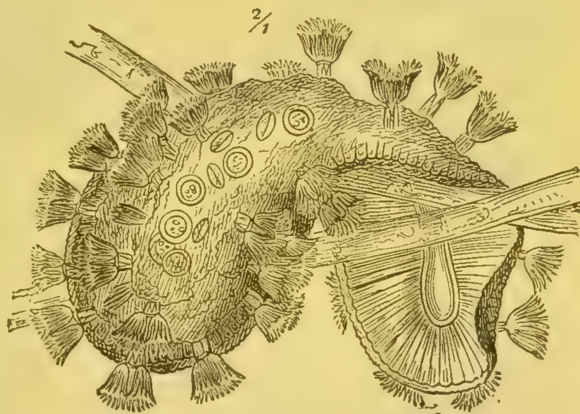


Fig. 274. — *Cristatella mucedo.*

Chez les *Pédicellines*, voisines des Loxosomes, le bourgeonnement se fait par des stolons qui rampent sur les corps voisins, et portent çà et là des individus dressés au sommet de longs pédoncules.

Les colonies des *Phylactolèmes* sont construites sur le même type et les diverses loges sont portées sur des stolons basilaires. Au contraire, chez les *Gymnolèmes*, l'union des loges entre elles est plus complète. Elle se fait d'ailleurs de manières fort diverses. Chez les *Sérialaires*, par exemple, les loges sont juxtaposées tout le long d'une tige commune, de façon à former deux rangées, qui tournent en spirale autour de l'axe. Le plus souvent, les loges sont contiguës et forment une surface parfaitement continue. Les *Membranipores* forment des plaques minces attachées aux algues, les *Flustres* (fig. 273) se disposent de façon à figurer des lames flexibles, pareilles à des thalles de fucus. D'autres sont incrustés de calcaire et forment des lames pierreuses (*Cellepora*), parfois percées de trous comme une dentelle (*Retepora*, *Receptaculites*). Chez les *Electres*, les loges sont disposées en verticilles; d'autres types, plus nombreux, forment des polypiers rappelant ceux des Hydraires. Enfin, chez les *Alcyonidium*, les loges sont cimentées par une substance molle, gélatineuse, et la colonie forme un manchon creux, irrégulier.

L'individualisation de la colonie n'est jamais poussée bien loin chez les Bryozoaires; chaque individu garde son indépendance. Il n'existe pas d'appareil circulatoire ni de système nerveux colonial reliant tous les individus, comme Fritz Müller l'avait décrit, en 1860, chez la *Serialaria Continhii* et comme on l'a cru depuis. Un seul type d'eau douce, la *Cristatelle*, présente un cas remarquable d'individualisation. Les divers individus sont associés en une colonie, qui rampe tout d'une

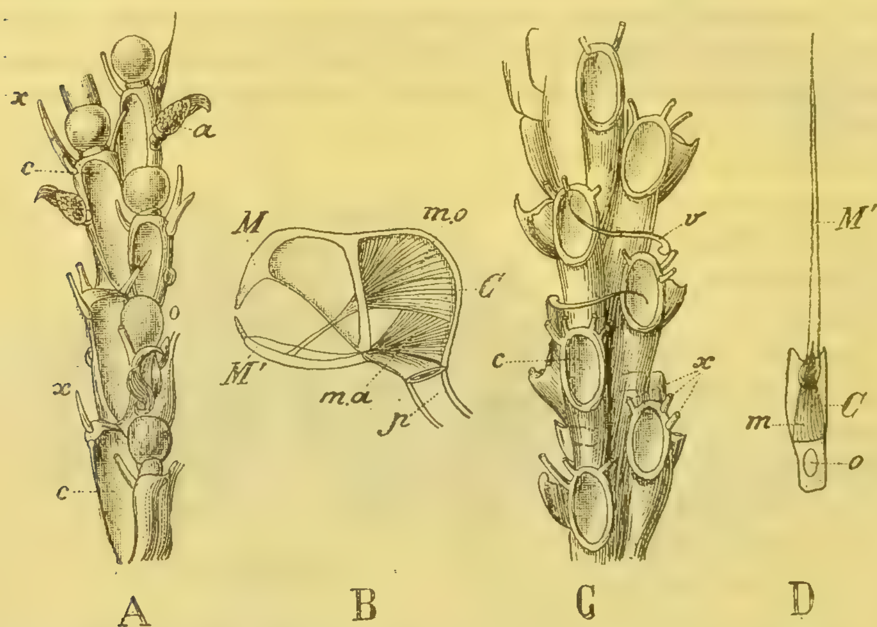


Fig. 275. — A, fragment d'une colonie de *Bugula avicularia*, Pall. : *a*, aviculaires; *c*, zoécies normales ; *o*, ovicelles; *x*, épines ornant le bord des zoécies. — B, Schéma d'un aviculaire typique : *p*, pédoncule; C, crâne (= zoécie); M, mandibule immobile ; M', mandibule mobile (= opercule) ; *mo*, muscle occluseur ; *ma*, m. abducteur (Hincks). — C, fragment grossi d'une colonie de *Scrupocellaria scruposa*, Van Ben. — *c*, zoécie normale; *x*, épines marginales des zoécies ; *v*, vibraculaire. — D, vibraculaire grossi : C, cavité de la zoécie; *o*, ouverture donnant accès à un long appendice tubulaire; M', fouet de l'aviculaire (= opercule) (Hincks).

pièce à la surface des corps (fig. 274). Mais jamais la colonie ne s'individualise au point d'affecter comme chez les Coralliaires une forme régulière et invariable.

Polymorphisme. — De même que chez les Polypes hydraires, les divers individus d'une colonie peuvent être appelés à jouer des rôles différents, et, s'adaptant chacun à leur emploi, peuvent prendre des formes spéciales. Aussi avons-nous à étudier le polymorphisme des Bryozoaires.

Il est poussé beaucoup moins loin que chez les Hydraires, et ne se rencontre que chez les *Gymnolèmes Chilostomes*. A côté

des individus normaux, présentant un intestin enfermé dans la loge, s'en trouvent d'autres, formés exclusivement de la loge plus ou moins modifiée et d'appareils musculaires. On les rencontre de distance en distance, à l'entrée des loges ordinaires. Ce sont les *aviculaires* et les *vibraculaires* (fig. 275). Les aviculaires, tantôt sessiles, tantôt pédiculés (*Bicellaria*, *Bugula*), ressemblent à une tête d'oiseau de proie. Ils sont formés de deux pièces : une portion renflée simulant le crâne, et une mandibule mobile, reliée à la première par des muscles puissants qui permettent de la mouvoir, et ainsi d'ouvrir ou de fermer l'aviculaire. Cet organisme est autonome, il oscille constamment devant l'entrée des polypites et peut retenir les substances qui doivent servir à la nourriture de ces derniers.

Les *vibraculaires* sont de simples fouets chitineux, creux, allongés, qui s'emboîtent dans une petite cavité où s'insèrent des muscles variés permettant à la tige d'osciller à la manière d'un fouet.

L'analogie morphologique de ces deux sortes d'organes est démontrée par l'observation des *Scrupocellaria*, où le bec immobile des aviculaires est fort peu développé : il apparaît alors nettement que la loge des vibraculaires est l'équivalent de la mandibule supérieure et immobile des aviculaires, tandis que le fouet chitineux représente la mandibule mobile très allongée.

On trouve encore chez les *Chilostomes*, et plus rarement chez les *Cyclostomes* (*Crisia*), des loges de grandes dimensions situées généralement au-dessus de l'ouverture des loges normales. Ce sont des chambres à incubation, ou *ovicelles*, où l'on trouve des larves à tous les états de développement.

On peut démontrer sans peine que ces trois sortes d'appareils, qui jouent incontestablement le rôle d'organes coloniaux, ne sont autre chose que des individus modifiés : ce sont des individus *dépourvus d'intestin*. Ce fait ne doit pas nous étonner. L'étude de l'évolution d'un individu normal nous prouve, en effet, que l'intestin est, à certains moments, résorbé avec le lophophore et transformé en un produit excrémentitiel, le *corps brun*, qui est rejeté au dehors ; un nouvel intestin se forme bientôt sur le funicule ; mais pendant un certain temps l'animal reste complètement dépourvu de tube digestif ; la loge, avec le funicule, représente alors à elle seule tout l'individu. On conçoit donc que, dans certaines loges, l'intestin puisse ne pas se développer, la loge étant modifiée en vue de certains usages coloniaux. Une preuve encore plus directe découle du fait que, chez les *Flustra foliacea*, les aviculaires peuvent bourgeonner et donner naissance à des individus complets.

Enfin, chez la *Bugula flabellata* et la *Bicellaria ciliata*, il reste, dans le col de l'aviculaire, des corps glandulaires qui se développent comme le tube digestif et que l'on doit considérer comme des rudiments de celui-ci (Nitsche). Il est facile d'ailleurs de poursuivre plus loin l'assimilation : les aviculaires ne se rencontrent, en effet, que chez les Bryozoaires pourvus d'opercule : la mandibule ou le flagellum représentent précisément l'opercule et conservent, avec plus de développement, les muscles qui faisaient mouvoir ce dernier.

L'individu chez les Bryozoaires. — Les faits que nous venons d'indiquer montrent que la loge et les viscères qu'elle renferme ont vis-à-vis l'un de l'autre une indépendance assez remarquable, puisque les viscères peuvent faire entièrement défaut, ou dans d'autres cas, disparaître et être remplacées, sans que la loge en soit aucunement intéressée. Cette considération avait conduit Joliet à penser que l'individu, chez les Bryozoaires était en fait la réunion de deux individus distincts, la zoécie et le polypite, différenciés de façon à ce que le premier serve uniquement de gîte au second. En réalité, il est impossible d'admettre une théorie aussi extraordinaire; la zoécie représente simplement pour nous l'ensemble du tégument; car le polypite n'existe jamais indépendamment de la zoécie, et ce qu'on sait sur les Bryozoaires simples, tels que les Loxosomes, prouve bien que l'on a réellement affaire à un individu comparable à un Rotifère fixé.

Appareil digestif. — Une différence importante existe entre l'appareil digestif des Rotifères et celui des Bryozoaires : le premier est droit, l'anus est opposé à la bouche; le second est recourbé, la bouche et l'anus sont rapprochés comme chez les Mollusques. Dans son ensemble, l'appareil est plus simple chez les Bryozoaires, où il n'existe pas d'appareil de mastication ni de glandes accessoires. Un autre caractère spécial à ces derniers est la présence de forts muscles pariétaux, s'attachant au tube digestif et à la paroi de la loge, et servant à rétracter le corps tout entier.

Chez les Rotifères, la bouche est terminale dans les espèces fixées, et ventrale dans les autres. C'est un simple entonnoir s'ouvrant, par un tube buccal étroit, dans un *pharynx* musculeux très développé et très constant. Les parois de ce sac portent l'appareil masticateur chitineux, ou *mastax*, dont la complication varie suivant les types. Il est réduit à deux plaques chez les *Philodina*, à des côtes saillantes chez les *Brachionus*, et se développe sous forme de dents aiguës, chez les *Notommata*. Dans ce dernier cas, le pharynx peut être projeté au dehors et former une trompe qu'il est naturel de comparer à celle des Annélides.

Après le pharynx vient l'*estomac*, dans lequel débouchent deux *glandes stomacales*, pourvues d'un canal étroit. Les parois de l'estomac sont pourvues de grosses cellules nettement glandulaires. Le rectum est généralement cilié ; il manque quelquefois (*Asplanchna*). L'anus est dorsal, et se trouve sur la racine du pied.

Les mâles présentent, relativement aux femelles, des phénomènes de régression remarquables, qui portent surtout sur le tube digestif. Celui-ci est représenté par un cordon cellulaire plein. Il n'est bien développé que chez le *Seison*.

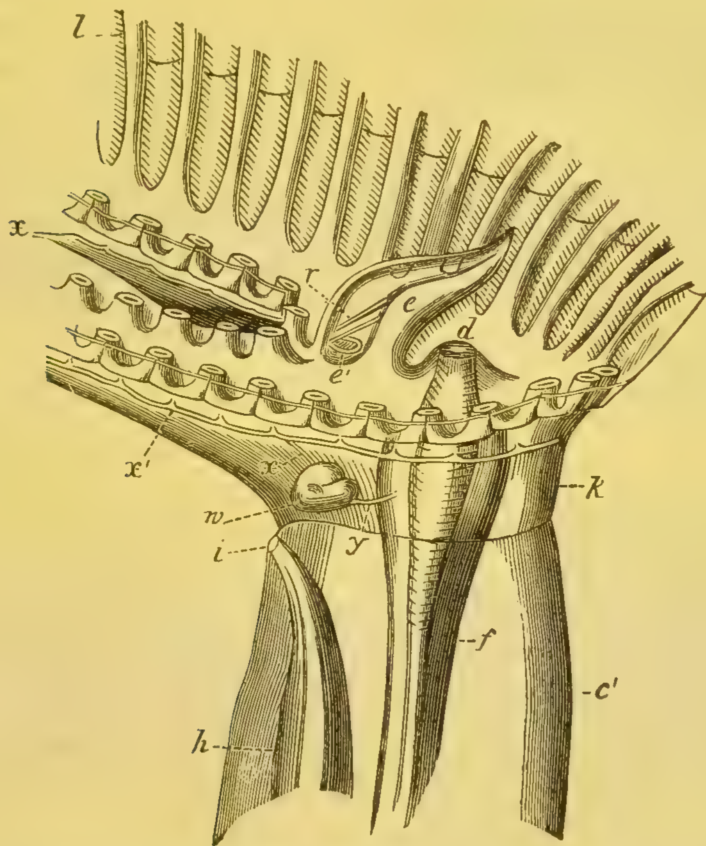


Fig. 276. — *Lophopus crystallinus*, Pall. — Région buccale (demi-schématique). Les tentacules ont été coupés en partie, pour faire voir le lophophore. — *c'*, gaîne des tentacules (repli de la partie réfléchie de l'endocyste) ; *d*, bouche ; *e*, épistome ; *e'*, communication de la cavité de l'épistome avec la cavité générale ; *f*; œsophage ; *h*, rectum ; *i*, anus ; *k*, lophophore ; *l*, tentacule ; *r*, muscle redresseur de l'épistome ; *w*, ganglion ; *x*, filets nerveux se ramifiant (*x'*) dans le lophophore ; *y*, nerf de l'œsophage.

Chez les *Bryozoaires*, la bouche peut être simple (*Entoproctes* et *Ectoproctes Gymnolèmes*), ou bien munie d'un *épistome* musculeux et vibratile (*Phylactolèmes*) (fig. 276, *e*) : c'est une sorte de languette préhensile, dont la base s'attache à la couronne tenta-

culaire. La bouche, en forme de cœur, aboutit dans le pharynx, en arrière duquel est une seconde cavité, séparée de la première par une valvule. C'est l'*estomac ;* dans sa portion antérieure, renflée et constituant le proventricule, tout près de l'orifice d'entrée, s'ouvre le pylore, conduisant au rectum. La portion postérieure, l'estomac proprement dit, se termine en cul-de-sac. Les éléments de l'estomac sont nettement granuleux. L'anus (fig. 276, *i*), muni d'un fort sphincter, est plus ou moins rapproché de la bouche.

Chez les *Cténostomes*, existe, entre le pharynx et l'estomac, une poche intermédiaire, le *gésier*, à parois musculaires, et portant un appareil masticateur réduit. Nous retrouvons ici le reste d'un caractère propre aux Rotifères.

Appareil excréteur. — Cet appareil est bien connu chez les Rotifères, et beaucoup moins bien chez les Bryozoaires. Chez les premiers on trouve constamment une paire de tubes simples, jamais ramifiés, mais souvent pelotonnés en divers points. Ils débutent dans le voisinage de l'organe rotateur et débouchent dans le cloaque. En divers points du trajet de ces tubes, sont disposés de courts canaux obturés à leur extrémité par un capuchon et présentant parfois sur le côté une petite ouverture. A l'intérieur de chacun de ces canaux, une *flamme vibratile* puissante s'insère sur le capuchon et se dirige vers le tube principal. Nous aurons à revenir sur l'analogie profonde que présente chacun de ces petits appareils avec les pavillons qu'on observe chez les Cestodes, les Trématodes et les Turbellariés.

Au point où ces tubes arrivent dans le cloaque, débouche également un canal arrivant d'une poche impaire, que l'on considère, en général, comme une vessie urinaire, bien qu'elle soit tout à fait indépendante du système des tubes.

Chez les Bryozoaires, l'appareil excréteur est presque toujours absent, ou du moins il a échappé jusqu'ici aux observations les plus approfondies, sauf dans un petit nombre de genres, notamment les *Entoproctes*. Joliet a trouvé dans les *Pedicellines* deux organes peu contournés, s'ouvrant à l'extérieur, dans le voisinage du ganglion nerveux : dans les *Loxosomes*, il n'a pas trouvé les ouvertures extérieures. Pour Hatschek, ces organes sont formés de cellules perforées; le canal excréteur serait donc intra-cellulaire.

Système nerveux. — Le système nerveux est également réduit dans les deux groupes.

On ne connaît chez les Rotifères qu'une masse dorsale divisée en deux portions symétriques; chacune d'elles paraît formée par la coalescence de deux ganglions. A la face dorsale d

est accolé un petit ganglion qui envoie un nerf à l'organe sensoriel que nous allons décrire. D'autres nerfs très grêles se rendent aux bourrelets de l'organe cilié. Les autres filets nerveux sont mal connus.

Chez les Bryozoaires (fig. 276, *w*), on trouve un ganglion sphérique entre la bouche et l'anus, à la base de l'épistome. Il envoie des filets à l'épistome, aux tentacules (*x*) et à l'œsophage (*y*). Dans le *Loxosome*, chaque nerf tentaculaire se renfle en un petit ganglion à la base du tentacule. Les *Phylactolèmes* ont un collier œsophagien.

Organes des sens. — Les Bryozoaires sont dépourvus d'organes sensoriels proprement dits. Des cellules nerveuses, disposées surtout sur les tentacules, terminent les filets nerveux. Elles portent vers l'extérieur une soie sensorielle.

Les Rotifères sont mieux partagés sous le rapport des organes des sens. Il existe, en général, un *œil*, consistant en une tache pigmentaire rouge, accolée au bord postérieur du cerveau (*Brachionus*). Il y en a deux chez les *Philodinus*, trois chez le *Triophthalmus*, quatre chez la *Squamella*. La présence de ces yeux est fondamentale, car ces organes existent déjà à l'état embryonnaire et ne disparaissent que secondairement dans les formes fixées. Ils font toujours défaut chez les *Hydatina*. Près de l'œil, se voit un petit sac clos sur la nature duquel on n'est pas fixé. Il existe enfin un *tube sensitif* très constant, formé de trois parties qui peuvent s'emboiter comme les articles d'une lunette, et rendent l'organe mobile et rétractile. A son extrémité est un bouquet de soies rigides, et dans son intérieur se voit un nerf volumineux. C'est là bien évidemment un organe tactile.

Enfin, dans plusieurs types, on a décrit en connexion avec le ganglion une masse de granules calcaires, globulaires ou réniformes, qui constitue peut-être un organe sensoriel.

Dimorphisme sexuel et organes génitaux des rotifères. — Il existe en général chez les Rotifères un remarquable dimorphisme sexuel. Dans le seul genre *Seison*, le mâle ne diffère de la femelle que par une taille un peu moindre.

En général, le mâle est beaucoup plus petit et plus simplement organisé que la femelle, à laquelle seule se rapportent les descriptions données précédemment. L'intestin est remplacé par un cordon cellulaire plein, au moins au moment de la maturité sexuelle (*Apodoides*, *Euchlanis*). La carapace manque, le disque rotateur est très simplifié. Enfin l'organe tactile est réduit à son bouquet de cils terminaux. Dans quelques espèces, le mâle est inconnu.

Les organes génitaux sont extrêmement simples. Le testicule, unique, est un large sac ovoïde, très musculaire, se continuant en arrière par un fort pénis, dont le canal central est revêtu de cils vibratiles. Chez le *Brachionus*, une paire de glandes accessoires débouche au dehors, tout près de l'orifice génital.

L'ovaire, simple, sauf chez le *Seison* et chez les *Philodina*, est situé sur la face ventrale de l'intestin. Il se recourbe souvent à droite et à gauche de cet organe. Il est constitué par une masse granuleuse, au milieu de laquelle se trouvent de nombreux ovules. Il existe, sauf chez les *Philodina*, un oviducte, qui s'ouvre dans le cloaque.

Les œufs sont de deux sortes : pendant tout l'été, ils ont une coque mince et restent attachés au corps de la mère jusqu'à complet développement. A cette époque, il n'existe pas de mâle ; il est donc probable que ces œufs d'été se développent parthénogénétiquement. A la fin de l'été, se forment des œufs beaucoup plus petits. C'est de ceux-là que naissent les mâles. L'accouplement a sans doute lieu alors, bien qu'il n'ait jamais été réellement observé, et les œufs qui en résultent sont couverts d'une coque dure, rigide, hérissée de pointes. Ils tombent au fond de l'eau et ne se développent qu'au printemps suivant. Ce sont les œufs d'hiver, d'où sortent exclusivement des femelles.

Organes génitaux des bryozoaires. — Sauf chez les *Entoproctes*, les *Phylactolèmes* et quelques *Gymnolèmes*, les sexes sont séparés chez les *Bryozoaires*. Les éléments reproducteurs se développent sur le *funicule*, cordon allongé qui s'attache d'une part à l'extrémité de l'estomac et de l'autre au fond de la loge. Les divers funicules d'une colonie sont tous en relation les uns avec les autres. Ce sont eux qu'on a pris naguère pour un système nerveux colonial. Cet organe est inerte, dépourvu de fibres contractiles. Il est plein d'une substance granuleuse, où l'on n'a pu mettre en évidence aucun noyau, et revêtu d'un épithélium plat.

Les œufs ou les sacs à spermatozoïdes se forment aux dépens de cette substance, et s'entourent d'une portion de la gaine épithéliale formant follicule. Dans les sacs à spermatozoïdes, apparaissent des cellules rondes, à noyaux très visibles, et, quand les sacs crèvent, il en sort une nuée de spermatozoïdes qui s'échappent au dehors par une voie encore inconnue. Quant aux œufs, ils nagent dans la cavité génitale et passent de là dans les *oécies* qui les enveloppent de toute part (*Alcyonella*). Il arrive parfois que les œufs se développent non sur le funicule, mais sur l'endocyste près de l'entrée de la loge.

Joliet pense que, même chez les espèces hermaphrodites, l'intervention des produits de deux loges différentes est nécessaire

pour la fécondation; il a vu souvent en effet, chez de telles espèces, les spermatozoïdes sortir de la loge à travers les tissus de la gaine tentaculaire, bien avant la maturité de l'œuf.

L'appareil génital des *Loxosomes* fait exception à la règle, et se rapproche bien plus de celui des Rotifères : il est intéressant de constater que c'est toujours dans le même type que se trouvent les cas de transition entre les deux classes.

Chez le *L. phascolosomatum*, qui est dioïque, le mâle est pourvu de deux testicules volumineux, placés entre la couronne tentaculaire, l'estomac et le tégument. Ils débouchent, chacun par un orifice, dans une vésicule séminale ventrale, un peu en avant de l'estomac. Les ovaires sont situés à la même place que les testicules. Les œufs y naissent successivement et sont reçus dans des ovisacs incubateurs, où ils se disposent en grappes. Les embryons sont expulsés à l'état de larves ciliées.

Les Bryozoaires d'eau douce peuvent aussi se reproduire par des germes non fécondés appelés *statoblastes*; la *Paludicelle* fait seule exception; les Bryozoaires marins en sont tous dépourvus. Le statoblaste n'est autre chose qu'un amas cellulaire, provenant de la substance granuleuse de l'intérieur du funicule, recouvert par un lambeau d'épithélium arraché à ce dernier, et protégé par une coque dure sécrétée par cet épithélium. Ce germe a la forme d'une lentille circulaire, biconvexe, pourvue d'ornements et même de longs crochets chez la *Cristatelle*. Il passe l'hiver, et, au printemps, s'ouvre en formant deux valves qui enveloppent un jeune individu présentant déjà le bourgeon d'un second blastozoïde.

Les oozoïtes et les individus nés des statoblastes se mettent bientôt à bourgeonner pour produire une colonie. Les divers individus de celle-ci bourgeonnent à leur tour, pour en déterminer l'accroissement.

Les bourgeons se forment toujours sur l'endocyste, aux points où viennent s'attacher les tractus issus du funicule. C'est d'abord un renflement, qui se divise bientôt en deux couches, séparées par une petite cavité et qui s'organise de façon à produire un nouvel individu semblable au premier. La faculté de bourgeonner est commune à toutes les variétés d'individus, et se manifeste même sur les aviculaires. Les stolons rampants des Bryozoaires stolonifères ont également la même propriété.

Affinités des rotifères et des bryozoaires. — Il est remarquable que la parenté des Bryozoaires avec les Rotifères ne se soit guère imposée jusqu'ici à l'esprit des zoologistes : il est certain que les deux groupes sont nettement limités et qu'il n'existe pas de forme, que l'on ne puisse avec certitude rapporter à l'un

ou à l'autre; mais les différences anatomiques, pour être constantes, ne sont pas impossibles à expliquer; elles trouvent en effet leur raison d'être dans une condition spéciale d'existence, qui n'exclut pas l'idée de parenté : la *fixation*. Si en effet nous examinons d'une part les Rotifères qui vivent constamment fixés (*Floscularia*, *Stephanoceros*), et d'autre part les Bryozoaires que, d'un commun accord, les zoologistes considèrent comme les plus simples et les plus primitifs, les *Entoproctes*, nous voyons les différences s'atténuer.

Ces Rotifères sécrètent des tubes comparables à une zoécie, l'anus n'est plus terminal, quoique le tube digestif soit encore droit; l'appareil rotateur se découpe, de façon à former une couronne de bras, qui en font un appareil de préhension.

D'autre part, chez le *Loxosome*, contrairement à ce qui a lieu chez les autres Bryozoaires, les bras sont peu nombreux, pleins et non rétractiles; l'appareil génital est très analogue à celui des Rotifères et il existe des fossettes ciliées même chez l'adulte. La larve de cet animal a d'ailleurs une grande ressemblance avec le plus simple des Rotifères (*Trochosphæra*), elle est même pourvue de deux yeux; elle se développe sans métamorphose. Enfin l'adulte ne forme pas de colonie.

Les seules différences essentielles se réduisent donc à l'absence de mastax, à la courbure du tube digestif et à la faculté de bourgeonner qui sont spéciales aux Bryozoaires. Ce sont là des conséquences naturelles du genre de vie de l'animal. La nourriture des Bryozoaires, comme celle de la plupart des animaux fixés, consiste uniquement en substances très ténues, ce qui rend inutile l'appareil de mastication. Quant à l'anus, c'est toujours, chez les Bryozoaires, une formation secondaire ; il ne correspond jamais à celui de la larve, quand celle-ci en est pourvue.

Nous sommes donc en droit d'établir une succession continue des Rotifères les plus simples aux Bryozoaires les plus élevés : la ligne de démarcation est distincte, mais ce n'est pas un fossé profond.

GROUPES APPARENTÉS AUX BRYOZOAIRES

I. Ptérobranches (fig. 277). — Des deux genres qui sont réunis sous cette dénomination, le *Rhabdopleura* (B) est depuis longtemps connu. On l'a dragué dans les mers du Nord, dans les parages des Shetland, des Lofoden et des côtes de Norwège ; le *Cephalodiscus* (A) a, au contraire, été découvert récemment, dans la campagne du *Challenger*, sur les côtes de Patagonie, à environ 300 mètres de profondeur.

Tous les deux bourgeonnent et produisent des colonies ; mais, tandis que les blastozoïdes du *Rhabdopleura* restent unis entre eux, par le stolon sur lequel ils sont nés, ceux du *Cephalodiscus* se séparent au bout d'un certain temps, et les divers individus de la colonie n'ont entre eux que des rapports de voisinage.

L'aspect extérieur des individus rappelle au premier abord, dans les deux cas, celui des Bryozoaires. Mais, au lieu de posséder un lophophore portant une rangée continue de tentacules, ils présentent autour de la bouche deux bras dans le *Rhabdopleura*, douze dans le *Cephalodiscus*, placés symétriquement et couverts chacun d'une double rangée de tentacules ciliés.

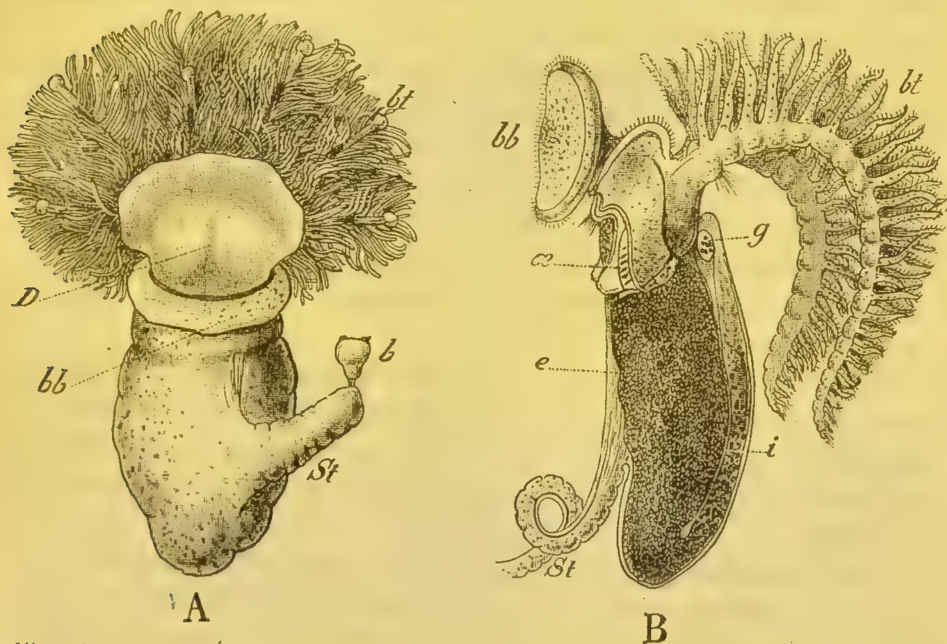


Fig. 277. — PTÉROBRANCHES. — A, *Cephalodiscus dodecalophus* (Mac Intosh). B, *Rhabdopleura mirabilis* (Allmann). — *b*, bourgeon; *bb*, bouclier buccal ; *bt*, bras tentaculaires (une partie seulement est visible dans *Cephalodiscus*) ; D, disque tentaculifère; S*t*, stolon; *œ*, œsophage; *e*, estomac ; *i*, intestin ; *g*, ganglion.

Le tube digestif est recourbé en U, comme celui des Bryozoaires. On n'a pu découvrir de système nerveux dans le *Rhabdopleura;* chez le *Cephalodiscus*, c'est un simple ganglion, analogue à celui des Bryozoaires. On n'a décrit chez aucun des deux types d'appareil néphridien.

Sur la face ventrale, se détache le stolon ; il est court chez le *Cephalodiscus*, et, à son extrémité libre, il porte deux ou trois bourgeons qui se détachent à mesure de leur développement. Chez le *Rhabdopleura*, au contraire, le stolon est ramifié, et se relie au stolon commun à toute la colonie qui rampe sur le sol.

Les individus sont protégés à l'intérieur de tubes, simples produits de sécrétion du bouclier buccal, fort différents par suite des loges des Bryozoaires.

Dans le *Cephalodiscus*, ces tubes sont de simples cavités creusées dans une masse gélatineuse branchue et irrégulière, le *cœnœcium*. Dans le *Rhabdopleura*, l'appareil protecteur se compose de deux parties : l'une recouvre le stolon basilaire qui porte les individus ; cette portion est divisée par des cloisons en articles, dont chacun correspond à un individu. Latéralement, sur chaque article, s'attache un tube dressé qui entoure l'individu correspondant et à l'intérieur duquel ce dernier peut se rétracter.

La parenté de ces deux types avec les Bryozoaires ne semble pas douteuse. Malgré la différence dans la forme des couronnes tentaculaires, il n'est pas impossible de les ramener au même type. On s'accorde à considérer les PTÉROBRANCHES comme des Bryozoaires aberrants ; mais l'absence complète de renseignements embryogéniques, et beaucoup de points encore obscurs de l'anatomie, empêchent de préciser d'une façon complète les affinités des deux groupes (1).

II. PHORONIDÉS (fig. 277 *bis*). — C'est également aux Bryozoaires que semble se rattacher le genre *Phoronis*, découvert en 1856 par Strethill Wright. Sa larve, l'*Actinotrocha*, découverte en 1846 par J. Müller, lui fut définitivement rattachée par Kowalevsky en 1867.

Les individus vivent également en sociétés, mais comme chez le *Cephalodiscus*, c'est-à-dire sans garder de rapports anatomiques. Ils sont logés dans un tube produit simplement par sécrétion, et très différent par suite de l'ectocyste des Bryozoaires. Le corps, extrêmement long, porte en avant une couronne de tentacules (T) disposés exactement comme chez les Bryozoaires

(1) Dans une récente note (*Challenger Reports*, 1887), publiée en appendice au mémoire de Mac Intosh, Sydney F. Harmer conclut de ses observations qu'on doit considérer *Cephalodiscus* comme proche parent de *Balanoglossus*, et le faire entrer dans le groupe des *Entéropneustes*. Le bouclier buccal ou épistome serait l'équivalent de la trompe ; le cœlome serait divisé en trois parties successives, une pour la trompe, l'autre pour le cou, la dernière pour le corps, chacune d'elles étant subdivisée à son tour en deux moitiés, droite et gauche. Le fait le plus saillant serait la présence d'une paires d'orifices branchiaux (?) couverts par un opercule, et d'un diverticule dorsal et médian du tube digestif qui pénètre dans la trompe, et qu'on considère comme représentant la notochorde. L'examen des figures de Harmer ne nous semble pas aussi convaincant, et pour ce dernier point en particulier, il semble un peu téméraire, dans l'état actuel, de vouloir regarder ce diverticule si rudimentaire et si peu différencié comme l'homologue de la corde dorsale du *Balanoglossus* et des Vertébrés.

Phylactolèmes, sur un lophophore en fer à cheval. Le tube digestif (*œ*, *i*) est en forme d'U, et occupe toute la longueur du corps; ses orifices sont disposés comme chez les Bryozoaires.

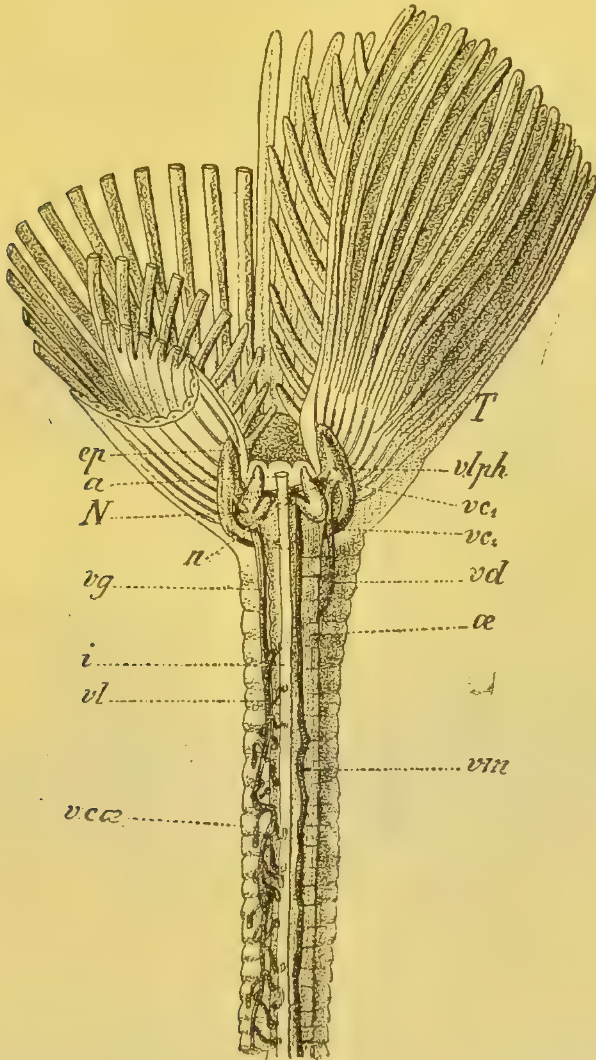


Fig. 277 *bis.* — Portion antérieure de *Phoronis Psammophila.* — T, tentacules (ceux de gauche ont été en partie coupés pour montrer leur disposition en fer à cheval); *ep*, épistome; *œ*, œsophage; *i*, intestin; *a*, anus; vc_1, vc_2, les deux moitiés du vaisseau circulaire; *vlph*, vaisseau du lophophore; *vm*, vaisseau médian; *vl*, vaisseau latéral; *vd*,*vg*, ses deux branches antérieures; *vcœ*, vaisseaux cœcaux; N, néphridie; *n*, son pore interne (Cori).

Les néphridies (N), au nombre de deux, sont de courts tubes s'ouvrant dans la cavité générale.

Toutes les dispositions qui précèdent montrent une réelle ressemblance avec les Bryozoaires; mais l'appareil circulatoire témoigne d'une différenciation bien plus grande; l'appareil est parfaitement clos, et formé de vaisseaux à parois nettes, muscu-

leuses, et tapissées d'endothélium. La portion centrale est un cercle (vc_1, vc_2) d'où partent deux vaisseaux (*vm*, *vl*) s'étendant tout le long du corps, et s'unissant au niveau de la courbure du tube digestif par un réseau anastomotique. Le sang renferme des globules colorés en rouge par l'hémoglobine.

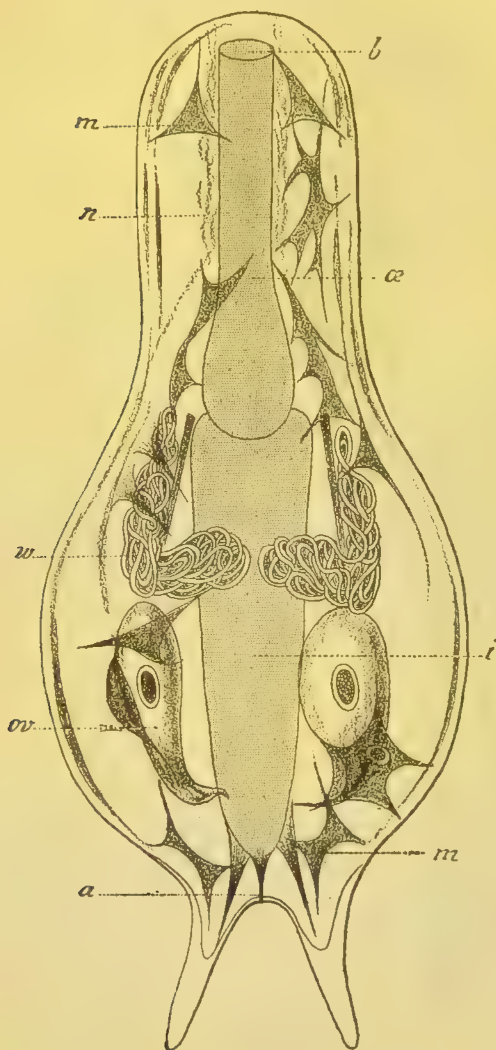


Fig. 278. — *Chætonotus maximus*. — *b*, bouche; *œ*, œsophage; *i*, intestin; *a*, anus; *n*, indication du système nerveux; *ov*, ovaire; *w*, tubes néphridiens; *m*, cellules musculaires (Bütschli).

On a cru pouvoir tirer de cette remarquable constitution des affinités spéciales, par exemple des rapports avec les Géphyriens et les Brachiopodes. Mais ces rapports sont extrêmement vagues, et contredits par l'embryogénie tout à fait spéciale de cet animal.

Sa place est très certainement à côté des Bryozoaires, avec lesquels les ressemblances sont frappantes.

GROUPES SE RATTACHANT AUX MONOMÉRIDES.

I. Gastérotriches. — Ce groupe a été établi par Metschnikoff pour un petit nombre de genres rangés autrefois à côté des Rotifères, mais qui en diffèrent sous plus d'un rapport. On les rencontre également dans la mer et dans les eaux douces. Leur corps, vermiforme ou vésiculaire, est uniformément cilié sur la face ventrale; les cils manquent toujours sur le dos, et n'existent que rarement sur la partie supérieure de la tête. Tout le tégument est recouvert d'une cuticule qui forme des prolongements variés. Le tube digestif est formé d'un œsophage musculaire et d'un intestin purement cellulaire. La bouche et l'anus sont ventraux; ce dernier est toujours placé entre deux fourches qui terminent postérieurement le corps; les

deux pointes contiennent les conduits excréteurs de deux glandes à mucus.

On n'a pu distinguer d'appareil circulatoire. Le système nerveux a sans doute comme centre un groupe de cellules placées au-dessus de l'œsophage. La tête porte parfois deux yeux constitués par une tache pigmentaire et un corps réfringent. Les Gastérotriches sont probablement hermaphrodites, car on a trouvé

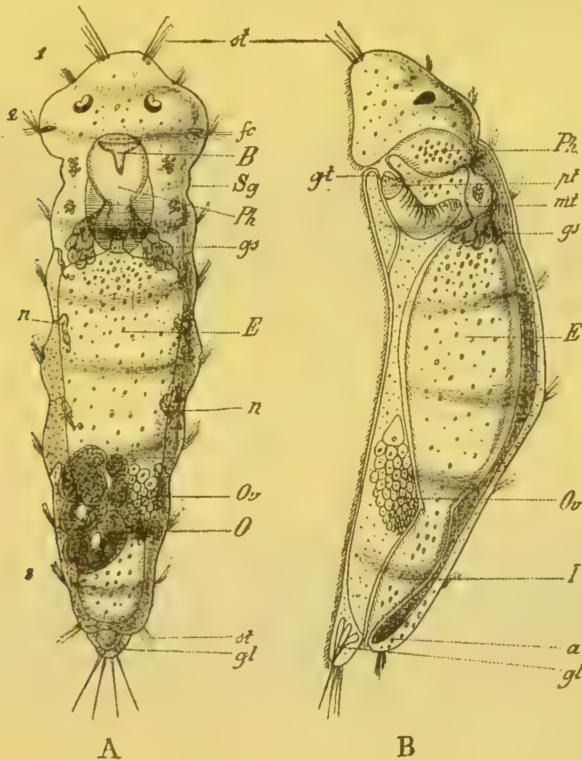


Fig. 278 *bis*. — *Dinophilus apatris*, 1, 2...8, les huit couronnes de cils ; *st*, soies tactiles ; *fc*, fossette céphalique ; *gl*, glandes caudales ; *gt*, gaîne de la trompe ; *pt*, portion glandulaire (?) ; *mt*, portion musculaire de la trompe ; B, bouche ; *Ph*, pharynx ; *gs*, glandes salivaires ; E, estomac ; I, intestin ; *a*, anus ; *n*, néphridies ; *Ov*, ovaire ; O, œufs (Korschelt).

des œufs et des spermatozoïdes dans le même individu (*Chætonotus*, *Turbanella*, *Hemidasys*) ; l'ouverture femelle est à la face ventrale, en avant de l'anus ; les œufs, avant d'être expulsés, nagent dans le liquide cœlomique. Ils sont de deux espèces : les œufs d'été, qui se développent dans le corps de la mère, et les œufs d'hiver, munis d'une coque très dure, à l'intérieur de laquelle les embryons subissent la plus grande partie de leur développement.

II. Dinophilidés (fig. 278 *bis*). — Le genre *Dinophilus*, qui a longtemps été considéré comme appartenant aux Turbellariés, doit être en réalité considéré comme une forme inférieure des Vers ciliés. Il renferme plusieurs espèces, toutes marines. Le corps présente extérieurement l'indice d'une division en six ou sept segments, que complètent une tête et un court appendice caudal. Dans certaines espèces (*D. apatris*), les cils eux-mêmes se disposent en couronnes annulaires, dont chacune correspond à un anneau. Mais on estime que cette segmentation est extérieure, et n'a aucune importance morphologique. Cependant il existe plusieurs paires de néphridies, cinq dans le *D. gyrociliatus*, correspondant à cinq segments successifs, et qui semblent augmenter l'importance morphologique de cette annulation. Chacune des néphridies (*n*) a la forme d'un canal contourné, terminé par une flamme vibratile comme chez les Plathelminthes, mais aussi comme dans la Trochosphère et les Monomérides. L'intestin débute par une bouche ventrale, et comprend un pharynx, où débouchent les glandes salivaires, un estomac, et un intestin; l'anus est dorsal.

En arrière de la bouche, sur la face ventrale, est une trompe protractile, qui s'ouvre par un orifice spécial, et est entourée par une gaîne. On l'avait assimilée à la trompe des Turbellariés, mais elle ressemble bien davantage à ce que nous allons trouver chez les Archiannélides.

La cavité générale existe, assez nette, mais parcourue par des trabécules de tissu conjonctif.

Le système nerveux est réduit à un ganglion unique, donnant deux nerfs en avant et deux en arrière (*D. apatris*).

Les sexes sont séparés, et un dimorphisme très net existe chez le *D. apatris*, dont le mâle, beaucoup plus petit que la femelle, a le corps non segmenté, offre une seule couronne ciliée céphalique, et un revêtement ciliaire uniforme sur la face ventrale; il est dépourvu d'yeux et de tube digestif.

Les glandes génitales sont très simples et se composent chez *D. apatris* et *gigas* d'un follicule attaché à l'intestin. Il en existe deux ou quatre dans les autres espèces. Il n'y a pas d'orifice génital, et on admet que les œufs sont mis en liberté par dissociation du corps du parent. On est encore incertain sur les rapports morphologiques des *Dinophilus*. D'après Weldon, on devrait les considérer comme dérivant d'une transformation directe de la trochosphère, mais dans un sens très différent de celle qui a donné les Rotifères.

B. ANNÉLIDES.

§ 1. — *Définition.*

Le groupe des Annélides renferme des Vers allongés à symétrie bilatérale, segmentés intérieurement et extérieurement, pourvus de vaisseaux sanguins et d'une cavité générale distincte. Le système nerveux se compose essentiellement d'un collier œsophagien et d'une chaîne ventrale, formée souvent de deux moitiés symétriques plus ou moins écartées. L'appareil excréteur typique se compose de tubes ouverts dans la cavité générale et à l'extérieur; il existe typiquement une paire de ces tubes dans chaque segment, mais ce nombre peut s'augmenter, ou plus fréquemment se réduire.

Les animaux auxquels s'appliquent ces caractères sont répartis

dans trois grandes classes : les CHÉTOPODES, les HIRUDINÉES et les GÉPHYRIENS.

Comme dans toutes les autres classes, ces caractères n'ont rien d'absolu, et l'un ou l'autre peut faire défaut dans certains groupes. Le plus important, celui de la métamérisation, disparaît complètement chez les Géphyriens, au moins à l'état adulte; et les modifications qui en résultent sont assez importantes pour rendre encore un peu problématique la réunion des Géphyriens aux Annélides. Néanmoins, la segmentation qui se manifeste dans les larves d'Echiures, et divers caractères importants de l'organisation, décident la plupart des zoologistes à considérer au moins une partie des Géphyriens (*Géphyriens armés*) comme des Annélides où la métamérisation a disparu. Mais les affinités des *Géphyriens inermes* sont encore indécises.

A part ces restrictions, le groupe dont nous nous occupons forme un ensemble homogène. Les GÉPHYRIENS mis à part, il reste deux groupes faciles à définir : les CHÉTOPODES sont pourvus de soies et mènent une vie libre ; les HIRUDINÉES, dépourvues de soies, possèdent une ventouse buccale et une anale ; elles sont toutes ectoparasites et hermaphrodites.

A leur tour, les CHÉTOPODES se divisent en deux ordres bien nets : les *Oligochètes*, qui ont normalement quatre paires de soies par segment ; ils sont hermaphrodites, dépourvus de dents pharyngiennes et d'appendices ; ils habitent, en général, la terre ou les eaux douces ; les *Polychètes*, dont les soies sont en grand nombre sur chaque segment, qui sont dioïques, pourvus de dents pharyngiennes et d'appendices (au moins sur la tête). Ils sont tous marins.

§ 2. — *Morphologie extérieure. Segmentation.*

MORPHOLOGIE DES CHÉTOPODES. — C'est chez les CHÉTOPODES que la segmentation est le plus nette : le corps est formé de segments placés bout à bout. Extérieurement, chaque segment est séparé du suivant par un sillon bien marqué. Cette segmentation est peu visible extérieurement chez les Chétopodes inférieurs (*Archiannélides*).

La métamérisation interne correspond à la segmentation extérieure. Un segment contient typiquement (Pl. III, C) une portion du tube digestif et des principaux canaux sanguins longitudinaux, un ganglion nerveux avec les nerfs qui en partent, une paire de tubes excréteurs (organes segmentaires). Chez les Polychètes,

chaque segment porte extérieurement des appendices latéraux, les *parapodes*, où s'attachent les soies locomotrices et divers appendices cutanés (élytres, cirres, branchies).

La tête et le dernier segment ont toujours une constitution spéciale et seront étudiés à part. Quant aux autres segments, une Annélide où ils sont tous identiques est dite *homonome*. Cette définition ne s'applique dans toute sa rigueur qu'à un très petit nombre d'Annélides (*Protodrilus*, *Polygordius*), pour lesquelles Hatschek a créé l'ordre des *Archiannélides*.



Fig. 279. — *Hermella alveolata*. — *a*, opercule; *b*, cirres buccaux; *c*, région thoracique; *d*, région abdominale; *e*, région caudale.

Mais on considère aussi comme homonomes tous les Oligochètes, et un grand nombre de Polychètes, malgré les différences de structure de leurs segments. On réserve communément le nom d'*hétéronomes* aux Annélides dont le corps est extérieurement divisé en régions bien distinctes.

Au maximum de complication, on peut trouver trois régions (fig. 279) : une région *thoracique*, une région *abdominale*, une région *caudale*.

Morphologie des Hirudinées. — Les Hirudinées sont, avons-nous dit, caractérisées par la présence de deux ventouses : l'une buccale, l'autre anale. Le tégument présente toujours de nombreux plis annulaires, qu'il faut se garder de confondre avec les segments; on en trouve, en effet, trois, quatre ou cinq par segment (fig. 280) ; ce nombre peut diminuer pour les segments antérieurs et postérieurs. Il peut se faire que la métamérisation soit indiquée extérieurement par la présence de sillons plus profonds ; mais elle n'est plus apparente chez plusieurs types (*Clepsine*,

Nephelis, Branchiobdella), et nous verrons qu'elle s'atténue beaucoup aussi pour les organes internes.

La forme aplatie des Hirudinées, la présence dans leur cavité générale d'un grand nombre d'éléments conjonctifs qui peuvent rétrécir considérablement cette cavité, les ventouses, les arborescences fréquentes du tube digestif, etc., ont conduit plusieurs auteurs à rattacher les Hirudinées aux Plathelminthes et en particulier aux Trématodes. Cependant la disposition du système nerveux, la métamérisation qui est manifestement fondamentale, la forme des organes segmentaires, et diverses considérations tirées du développement doivent faire pencher la balance du côté des Annélides. Il paraît évident pour nous que les Hirudinées sont des Annélides adaptées à la vie parasitaire. Elles semblent dériver des groupes inférieurs des Chétopodes, qui sont encore peu différenciés en tant qu'Oligochètes ou Polychètes. Une preuve en est dans la présence de soies chez une Hirudinée (*Acanthobdella*) et dans la difficulté que l'on a eue pour déterminer la place d'une petite Hirudinée (*Branchiobdella*) qui, par son organisation, ressemble tout à fait aux Oligochètes inférieurs. Néanmoins l'opinion des zoologistes qui ont insisté sur les rapprochements avec les Plathelminthes ne doit pas être rejetée d'une manière absolue. Il se pourrait que les Hirudinées soient précisément un groupe de passage. Le jour où l'on connaîtra mieux les Sangsues des poissons marins découvertes par Van Beneden et Hesse, et qu'on a ballottées des

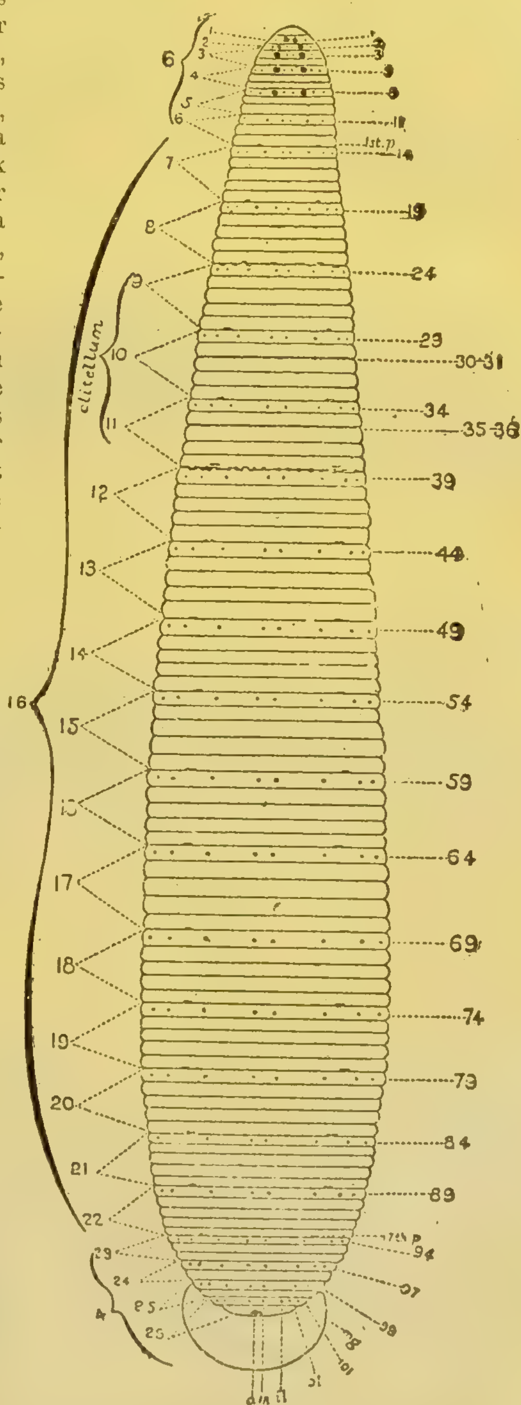


Fig. 280. — Schéma de l'organisation d'*Hirudo medicinalis*, L. — *a*, anus; *m*, papilles médianes; *il*, papilles latérales internes; *ol*, papilles latérales externes; *mg*, papilles marginales; $1^{st}p$; première paire d'orifices néphridiens; $17^{th}p$, dix-septième paire d'orifices néphridiens. — Les chiffres situés à droite indiquent le numéro d'ordre des anneaux externes; ceux de gauche le numéro d'ordre des segments (C. O. Whitman).

Hirudinées aux Trématodes, la question sera peut-être résolue dans le sens que nous indiquons.

DÉFINITION DE LA TÊTE. — 1° *Polychètes*. — Les zoologistes sont encore loin d'être d'accord sur la détermination morphologique de la tête chez les *Polychètes*. Le plus grand nombre des auteurs admettent que la tête est formée de deux segments : un segment préoral ou céphalique proprement dit, et un segment buccal, tous deux pouvant être intimement soudés. Mais Viguier (1) a démontré que le prétendu segment préoral n'est en général autre chose qu'une masse formée par la coalescence des palpes, et que d'autre part la position de la bouche n'a pas une importance fondamentale pour la détermination des segments céphaliques. Nous appellerons avec lui *segment céphalique* celui qui porte les yeux et les antennes ; il provient toujours d'un seul segment de la larve, et représente le résultat de la transformation directe de la trochosphère. La bouche s'ouvre généralement dans ce segment, ou sur le sillon qui le sépare du segment suivant, par suite de l'atrophie de la région postorale du segment céphalique ou de sa soudure avec les segments suivants (*Exogone*, *Lacydonia*). Mais parfois la bouche recule davantage, et s'ouvre bien plus en arrière (*Tomopteris*, *Glycéridés*) ; dans la *Glycera alba*, elle est située à la face ventrale du onzième anneau ; on ne saurait évidemment considérer comme tête tout ce qui précède cet orifice. D'ailleurs si on étudie la façon dont se forme la tête dans les bourgeons des Syllidiens, on constate facilement que la tête est toujours due à la transformation d'*un seul* segment de la larve. La même remarque peut s'appliquer au pygidium : c'est un segment unique. En considérant l'Annélide comme une colonie linéaire, la tête est l'individu directeur, le pygidium l'individu qui par bourgeonnement donne les individus intermédiaires. Mais le pygidium, parfois pourvu d'appendices tactiles et même de véritables yeux, peut jouir aussi dans certains cas de la propriété directrice ; les Néréides nagent aussi bien en arrière qu'en avant, et les *Fabricia* marchent normalement en arrière.

2° *Oligochètes*. — La détermination de la tête chez les *Oligochètes* ne présente aucune difficulté : c'est un segment très petit, au centre duquel s'ouvre la bouche. Il est prolongé en avant par une lèvre à la face supérieure. Il ne porte ni organe sensoriel, ni appendice. Une seule exception est à signaler : c'est l'*Alma nilotica* qui possède une couronne de branchies céphaliques. Mais ce genre intéressant est encore mal connu.

Le pygidium ne présente de particularité intéressante que chez les *Dero*, où il est pourvu d'un pavillon vibratile présentant quatre prolongements digitiformes très contractiles. L'animal est enfoncé dans la vase par la tête, et l'extrémité postérieure relevée joue manifestement un rôle respiratoire.

3° *Hirudinées*. — La notion de tête devient bien plus confuse chez les HIRUDINÉES. Il est prouvé que la ventouse antérieure ne saurait être considérée comme formée par la coalescence de plusieurs segments, car elle se développe sur la larve comme une simple expansion des téguments. Mais la présence de cet organe de fixation a pour résultat de réduire considérablement les premiers segments du corps. Dans les Hirudinées nettement métamérisées (*Hirudo*, *Pontobdella*, *Piscicola*, etc.), la difficulté de retrouver extérieurement les premiers segments est déjà assez grande ; ces segments sont en effet très réduits, et, tandis que les segments ordinaires sont composés de quatre ou cinq anneaux, ce nombre va en décroissant dans les segments antérieurs ; la métamérisation n'est guère indiquée que par les organes sensoriels (yeux des *Hirudo*, papilles des *Pontobdella*). On s'accorde à considérer comme le premier segment celui qui porte la première paire d'organes sensoriels ; ce segment est toujours très court et très étroit (fig. 280).

Chez les autres Hirudinées (*Clepsine*, *Branchiobdella*, *Nephelis*) la métamérisation est bien plus effacée, et c'est surtout en avant et en arrière qu'elle ne laisse pas de traces. Alors la tête est tout à fait indistincte, et les yeux, en nombre variable, ne fournissent plus d'indication nette.

(1) A. Z. E., 2e série, t. II, 1884.

Le *Branchellion* est le seul genre de ce groupe où la partie antérieure du corps soit différenciée. Ses anneaux sont dépourvus d'appendices, et un étranglement la sépare de la région suivante, dont les segments portent des appendices branchiaux foliacés.

4° *Géphyriens.* — La tête est tout à fait indistincte chez les GÉPHYRIENS. Le corps des *Géphyriens armés* se prolonge en avant par une expansion considérable, connue sous le nom de trompe. Mais ce nom est mal choisi, car ces expansions n'ont aucun rapport avec le tube digestif : la bouche s'ouvre

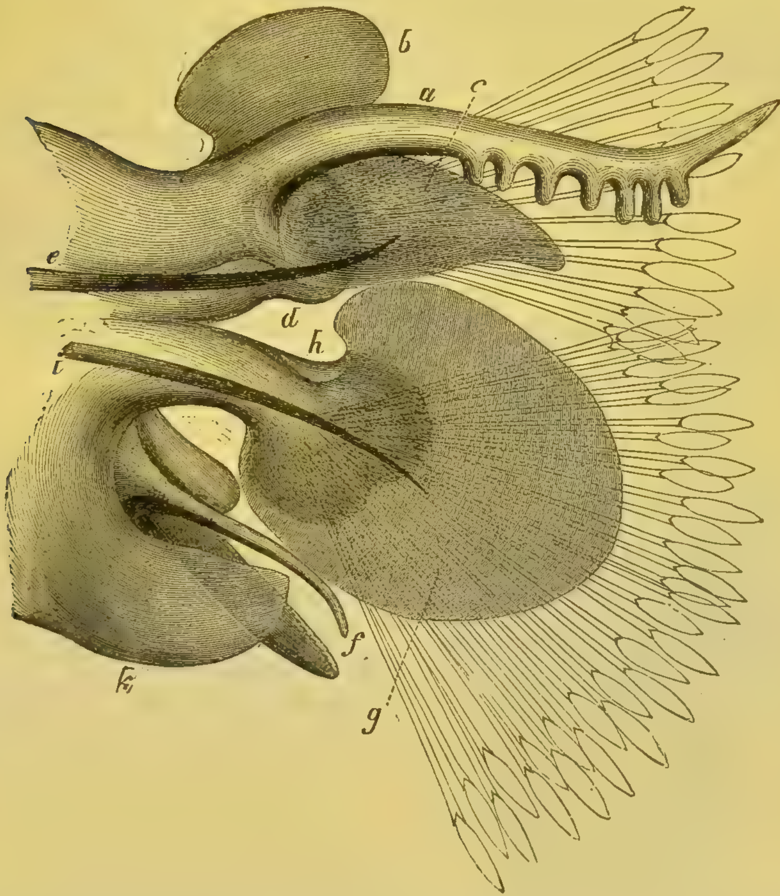


Fig. 281. — Appendice postérieur d'*Heteronereis Œrstedi.* — L'appendice est divisé en deux portions. Dans la portion dorsale, on distingue : un mamelon sétigère, *d*; deux rames élargies en palettes natatoires, *bc*; un cirre branchial, *a*. Les mêmes organes se retrouvent dans la portion inférieure : *h*, *g*, *f*. — *k*, corps du segment; *e*, *i*, acicules (DE QUATREFAGES).

du reste à leur base. Il est plus naturel de les considérer comme des lobes céphaliques, d'autant plus qu'ils contiennent la presque totalité du collier œsophagien. Ces lobes ne proviennent pas directement de la trochosphère : ils apparaissent très tardivement.

Chez l'*Echiure* et la *Thalassema*, le lobe céphalique est simple, arrondi en avant. Chez la *Bonellie* (fig. 281), il s'étire considérablement et se divise antérieurement en deux expansions latérales.

Il est naturel de supposer que le lobe céphalique des Géphyriens a la même signification morphologique que le mufle de certains Polychètes, c'est-à-dire qu'il provient de la coalescence de deux palpes soudés.

Il existe aussi une *trompe* chez les *Géphyriens inermes;* mais elle a une toute autre signification : c'est simplement un prolongement exsertile et rétractile du tube digestif. La partie antérieure du corps, chez ces animaux, présente une couronne de tentacules, tantôt continue, tantôt interrompue sur la face ventrale. Les organes sensoriels font généralement défaut ; cependant, chez les Phascolosomes, il existe deux taches pigmentaires sur les ganglions cérébroïdes.

Appendices des Polychètes. — La tête et les divers segments du corps portent, chez les *Polychètes*, de nombreux appendices, auxquels les auteurs ont donné des dénominations si variables que la plus grande confusion règne sur ce sujet. Nous adopterons ici la nomenclature de Viguier.

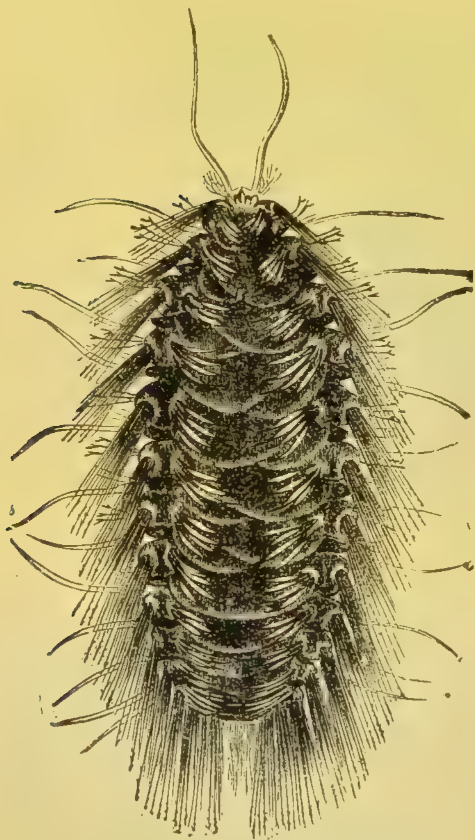


Fig. 282. — *Hermione hystrix* (de Quatrefages).

Chez les Annélides errantes, chaque segment porte normalement un *parapode* ayant la forme d'un mamelon où s'attachent les soies locomotrices, ou d'une rame élargie en palette natatoire ; il peut rester simple ou se diviser en deux parties, l'une dorsale, l'autre ventrale (fig. 281). Chacune d'elles porte un appendice, le *cirre;* il existe donc un *cirre dorsal* (*a*) et un *cirre ventral* (*f*). Le cirre est généralement filiforme, mais il peut s'élargir et s'aplatir (*Phyllodoce*), ou même se transformer en larges élytres qui recouvrent une grande partie de la face dorsale de l'animal (*Aphroditidés*) (fig. 282). Il peut aussi se transformer en branchie d'une forme quelconque.

Les cirres peuvent également s'atrophier plus ou moins complètement, ou se réduire en longueur, et devenir des organes sensoriels spéciaux, comme chez les *Capitellidés*.

Ils peuvent quelquefois devenir indépendants des parapodes, et s'attacher aux parois mêmes du segment. Ils peuvent subsister, même quand les parapodes disparaissent.

Il résulte de ce qui précède que, même en l'absence de méta-

mérisation externe, on peut compter les segments, en comptant les rangées transversales d'appendices.

Appendices céphaliques. — Cette règle n'est pas applicable aux deux segments extrêmes, à la tête et au pygidium, qui possèdent parfois un nombre considérable d'appendices, sans aucun rapport avec la métamérisation.

Leur nombre est très variable, et sert à caractériser les genres et les espèces.

Nous considérons avec Viguier trois sortes d'appendices céphaliques :

1° Les *palpes*, partant des coins mêmes de la bouche. Ils peuvent rester tentaculiformes, et alors la bouche est subterminale; mais, chez un certain nombre de types, ils se soudent et se prolongent en avant de la tête en une sorte de mufle, qui semble former un anneau additionnel en avant de la bouche. Dans quelques cas (*Odontosyllis*), il prend d'énormes proportions;

2° Des organes sensoriels spéciaux, lobes ciliés, etc.;

3° Les *antennes*, qui constituent tous les autres appendices; elles peuvent être paires ou impaires, et leur nombre est extrêmement variable. Les divers auteurs les ont désignées sous les noms les plus divers.



Fig. 283. — Tête de *Nereis margaritacea*. — *a*, antennes médianes ou petites antennes ; *b*, palpes ; *c*, antennes externes ou grandes antennes ; *d*, grandes dents (de Quatrefages).

Les appendices des premiers segments postcéphaliques, souvent fort différents des autres, ont été parfois considérés comme des dépendances de la tête sous le nom de *tentacules*, *cirres tentaculaires*, etc. Ce sont des cirres ordinaires modifiés.

Chez les *Annélides tubicoles*, les parapodes persistent, mais sont, en général, moins développés que dans les Errantes. Jamais ils ne sont transformés en rames. Les modifications les plus profondes portent sur les cirres. Dans certains cas (*Dorsibranches*), ils persistent sur tous les segments ou seulement sur les moyens (Arénicole), et s'y transforment en branchies. Dans les *Annélides céphalobranches*, ils disparaissent, au contraire, tandis que, sur la tête et sur la région céphalique, se développent des branchies.

Chez les *Archiannélides*, la disposition est beaucoup plus

simple : il n'existe ni soies, ni parapodes, ni cirres, et les appendices se réduisent aux antennes.

Une réduction analogue se manifeste chez quelques *Capitellidés*.

SOIES DES CHÉTOPODES. — La locomotion s'effectue, chez les CHÉTOPODES, grâce à des soies implantées dans les téguments, et s'attachant comme des crochets aux corps extérieurs. Ce sont des productions chitineuses, comparables à la cuticule qui recouvre tout le corps de l'animal; chacune d'elles est sécrétée par une glande unicellulaire, et peut se décomposer en fibrilles parallèles.

Rien n'est plus variable que la forme de ces soies chez les Polychètes. Les différences, faciles à observer, sont d'une grande utilité pour la détermination. On distingue des soies *simples*, c'est-à-dire formées d'une seule pièce chitineuse, et des soies *composées*, formées de deux pièces articulées. Les soies simples peuvent être *linéaires*, recourbées à leur extrémité en forme d'*hameçon*, ou encore *aplaties*. Les soies linéaires peuvent avoir la forme d'aiguille, de couteau, de lancette; elles sont lisses ou dentées, ou pourvues de poils. Dans les soies composées, le segment libre est en forme d'aiguille, de flèche, de fer de lance, de balai, etc. La forme des soies peut varier dans les diverses régions d'un même individu (*Arenicola, Terebella*, etc.).

Très souvent, il existe un filament chitineux, bien plus considérable que les autres soies, qui pénètre profondément dans le parapode, auquel il sert de soutien. On l'appelle *acicule* (fig. 281, *e*, *i*).

Il faut rapprocher des soies les longs filaments qui, chez les Aphrodites, forment, au-dessus du corps, un épais feutrage destiné à protéger les élytres; ce sont encore des productions cuticulaires sécrétées par des cellules spéciales.

La disposition des soies est très constante dans chacun des grands groupes, et permet de reconnaître immédiatement à quel ordre on a affaire. Tout appendice de ce genre manque chez les HIRUDINÉES, sauf dans le genre *Acanthobdella*. Les *Oligochètes* ont quatre paires de soies par anneau : on trouve de chaque côté deux soies ventrales et deux soies dorsales. Il y a exception pour les *Anachæta*, où les soies font défaut, quoique les glandes sécrétrices soient bien représentées, et pour les *Perichætidés*, où les soies sont très nombreuses et disposées en cercles sur les segments.

Les soies des *Polychètes* sont très nombreuses et groupées par larges faisceaux sur les parapodes dorsaux et ventraux. Quelques Annélides inférieures (*Polygordius*, *Protodrilus*, *Tomopteris*) en

sont dépourvues. Chez le *Saccocirrus*, il n'existe encore de chaque côté qu'une seule rangée de parapodes et par suite une seule rangée de soies. Mais tous les autres Polychètes ont deux rangées de soies de chaque côté. D'une manière générale, chez les *Tubicoles*, les soies ventrales ont la forme de courts hameçons disposés en rangées transversales.

Parmi les GÉPHYRIENS, les *Siponculidés*, les *Phascolosomidés* et les *Priapulidés* n'ont aucune espèce d'appendice chitineux. Ce sont les *Géphyriens inermes*. Les *Géphyriens armés* ont au contraire deux fortes soies à la partie postérieure du corps (*Thalassema*, *Bonellia*, *Echiurus*). Dans ce dernier genre, apparaissent de plus deux couronnes de soies, en arrière des deux grandes soies abdominales. Il est à remarquer que c'est précisément l'Echiure qui, par son organisation et son développement, se rapproche le plus des Chétopodes. Il est probable que les deux couronnes de soies, qui d'ailleurs apparaissent fort tard, sont morphologiquement homologues des soies des autres Annélides : ces appendices, dont la présence est liée à la métamérisation du corps, disparaissent dans les autres genres.

§ 3. — *Téguments, cœlome.*

TÉGUMENTS. — La couche ectodermique des Annélides est souvent désignée sous le nom impropre d'*hypoderme*. Ce nom lui vient de ce qu'elle est surmontée par une *cuticule*, très résistante, continue sur tout le corps et présentant seulement de petits pores qui donnent issue à de petites glandes unicellulaires chargées de la sécrétion du mucus. Cette production peut se diviser en couches successives ; elle présente assez souvent de fines stries entrecroisées, qui donnent au tégument les irisations caractéristiques des réseaux optiques. Il est rare que le corps soit recouvert de cils vibratiles (*Chætopterus*), mais les cils sont toujours abondants sur les cirres et les branchies.

Les cellules de l'ectoderme se présentent fréquemment sous l'aspect de cellules épithéliales typiques (HIRUDINÉES, *Spirographis*). Ce sont des éléments allongés, très granuleux, séparés les uns des autres, sauf au niveau des plateaux.

En général la structure typique de l'épithélium cylindrique est masquée par deux causes principales : 1° les cellules épithéliales ordinaires sont entremêlées de grosses cellules à mucus, bien visibles sur les animaux fixés au sublimé, mais qui se vident sur les individus mal préparés ; l'épiderme semble alors avoir une structure alvéolaire (SOULIER, thèse de doctorat, 1891) ; 2° il peut éga-

lement se produire un mélange avec les éléments de la couche conjonctive sous-jacente. L'ectoderme devient alors plus ou moins fibrillaire et perd sa membrane basale.

Les éléments glandulaires du tégument sont très abondants; ce sont des cellules à mucus, de grandes dimensions, dont le produit s'échappe par des pores de la cuticule. Elles peuvent être situées plus ou moins profondément. Les Hirudinées ont aussi de nombreuses glandes unicellulaires, qui s'enfoncent plus ou moins profondément dans le derme et sécrètent la substance visqueuse qui couvre le corps. Les tubes de la plupart des Annélides sédentaires sont en général eux-mêmes des productions cuticulaires, formées par les glandes cutanées. Parfois cependant elles sont produites par des organes segmentaires différenciés.

Musculature. — La disposition des muscles tégumentaires est constante chez presque toutes les Annélides. Il existe une couche externe, continue, de fibres circulaires, et une couche interne de fibres longitudinales, disposées en plusieurs faisceaux distincts. Les lignes de séparation de ces faisceaux se voient en général sur la ligne médiane, du côté dorsal et du côté ventral, et au niveau des parapodes (Pl. III, C, *ml*). Les muscles rétracteurs de la trompe chez les Géphyriens ne sont autre chose que des muscles tégumentaires longitudinaux.

Entre la couche annulaire et la couche longitudinale, s'interpose chez les Géphyriens une troisième couche de fibres obliques. Les Hirudinées ont, outre les deux couches typiques, des faisceaux de muscles radiaux, circonscrivant les amas de muscles longitudinaux. Leur rôle est de diminuer l'épaisseur du corps suivant une direction déterminée.

Cavité générale. — La cavité générale des Annélides est toujours un schizocèle, produit par la délamination du mésoblaste. Sa formation est assez constante chez les Chétopodes et les Hirudinées. Le mésoblaste apparaît d'abord sous forme de deux masses symétriques, situées à la partie postérieure de la larve. Elles s'accroissent d'arrière en avant, en formant deux bandes de chaque côté du tube digestif, et finissent par se diviser chacune en une série de petites masses cubiques, creuses à leur intérieur. Chaque paire de masses correspond à un somite, et chaque cavité à une portion du cœlome. Par suite de l'accroissement du mésoblaste, le tube digestif finit par être complètement entouré par lui. A ce moment, le cœlome est formé d'une double série de chambres. Les parois transversales adjacentes des somites voisins s'accolent et forment les *dissépiments;* les parois adjacentes des deux moitiés d'un même somite s'accolent également sur la

ligne médio-dorsale et sur la ligne médio-ventrale, et l'ensemble forme un *mésentère dorsal* et un *mésentère ventral.*

Les diverses cavités restent quelquefois ainsi isolées pendant toute la vie; mais ordinairement de larges perforations font communiquer entre elles les diverses parties du cœlome, et mésentères et dissépiments peuvent se résorber plus ou moins, se réduire à de simples tractus, ou même disparaître entièrement (*Clepsine*, *Sternaspis*, *Chlorhæma*, etc.).

Par contre, des cloisons accessoires peuvent fragmenter secondairement la cavité générale, et donner naissance soit à des mésentères latéraux, soit à des dissépiments obliques.

Chez les Hirudinées, la cavité générale s'oblitère plus ou moins complètement par du tissu conjonctif. Les espaces qui persistent entrent en communication avec l'appareil vasculaire, et jouent dès lors le rôle de sinus sanguins. Nous les décrirons à propos de l'appareil circulatoire.

La division du corps en somites et la métamérisation de la portion postérieure du corps ne se retrouve chez les Géphyriens que dans la larve de l'*Echiurus* (Hatschek). Dans la Bonellie et les Siponculidés le cœlome se forme tout d'une pièce. Partout, il est indivis chez l'adulte : chez le Siponcle, on trouve seulement des filets mésentéroïdes.

§ 4. — *Tube digestif.*

Le tube digestif existe toujours chez les Annélides; il est droit, sauf chez les Géphyriens où l'anus est reporté sur la face dorsale. On peut toujours y distinguer trois parties : 1° l'intestin antérieur provenant du stomodæum larvaire, et dont l'épithélium est d'origine ectodermique; 2° l'intestin moyen, provenant de l'archentéron, et dont l'épithélium est entodermique; 3° l'intestin terminal, provenant du proctodæum, et dont l'épithélium est ectodermique.

Tube digestif des polychètes. — Le type le plus simple est celui du *Polygordius.* A la bouche fait suite un court œsophage, puis l'intestin, droit et étranglé au niveau de chaque anneau. Sur la ligne ventrale de l'œsophage, est creusée une gouttière longitudinale, communiquant par une fente avec l'œsophage. Elle se sépare davantage dans certains cas, et se réduit à un cœcum qui ne communique plus avec l'œsophage que par un orifice antérieur (*Protodrilus*).

Les complications que subit ce type simple dans la série des Annélides sont de trois sortes :

1° Le tube digestif se divise en régions distinctes;

2° Des diverticules variés et des glandes annexes augmentent sa surface absorbante ou sécrétante ;

3° Un appareil préhensile et un appareil masticateur apparaissent dans les Annélides errantes.

Le tube digestif des *Annélides sédentaires* est encore très simple. Il comprend en général un pharynx, un œsophage, un estomac et un intestin, souvent rétréci au niveau des dissépiments. Chez les Térébelles, le pharynx donne à sa partie postérieure un diverticule ventral, à parois musculeuses. C'est le rappel de ce que nous avons trouvé chez le *Protodrilus*.

La portion pharyngienne des Annélides Errantes se complique généralement et se différencie en une *trompe* exsertile pourvue de dents chitineuses ; c'est un puissant appareil de préhension.

Trois types peuvent se rencontrer dans la constitution de cet organe :

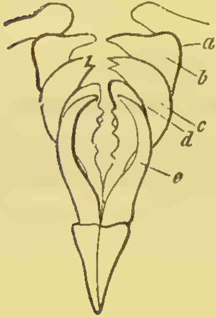


Fig. 284. — Appareil maxillaire d'Eunice (MILNE EDWARDS).

1° Toute la portion antérieure du tube digestif est revêtue d'une épaisse tunique musculaire ; au moment de la contraction, elle se dévagine tout entière; sa portion postérieure armée de dents devient l'extrémité antérieure de la trompe (*Capitellidés*).

2° La région musculaire ne commence pas tout à fait à la bouche; elle est précédée d'une portion peu musculeuse ; celle-ci seule se dévagine, l'extrémité de la trompe est alors formée par la portion antérieure du manchon musculaire (la plupart des Errantes).

3° La portion armée et musculeuse devient indépendante de l'œsophage proprement dit, et constitue un diverticule spécial, protractile. C'est le cas des *Eunicidés*, où les mâchoires et les dents sont le plus fortes. La trompe est ramenée au repos par de puissants muscles rétracteurs. Les denticules que porte cet organe sont souvent immobiles, mais parfois ils sont pourvus de faisceaux musculaires s'insérant dans leur cavité et permettant des mouvements variés. Ils ont les formes les plus diverses : crochets, poignards, scies, etc. On en trouve une ou deux paires, souvent même plusieurs cercles (*Nereis*). Dans les *Eunice* (fig. 284), l'appareil dentaire ressemble à une radula de Mollusque, avec des dents de remplacement à la partie postérieure (1).

A la limite du pharynx et de l'œsophage, s'ouvrent souvent des

(1) Rohon et Zittel ont démontré récemment que les *Conodontes*, sortes de dents que l'on a trouvées dans les terrains primaires, et qu'on prenait pour des épines tégumentaires de Sélaciens, sont en réalité des dents d'Annélides, comme le prouvent leur forme et leur structure.

cæcums glandulaires (*Arenicola*) ou de véritables glandes salivaires (trois paires chez *Terebella*). L'intestin proprement dit est lui-même tapissé de cellules glandulaires. Dans les *Aphroditidés*, existe dans chaque segment une paire de longs diverticules latéraux (tubes hépatiques). Chez l'*Aphrodite* (fig. 285), ils se ramifient beaucoup, passent du côté dorsal et vont se terminer dans des appendices cutanés (fausses branchies). Les *Syllidés* et l'*Hesione* sont remarquables par la présence de deux appendices latéraux remplis d'air et débouchant dans le tube antérieur; on les considère comme des vésicules natatoires.

La gouttière c liée que nous avons signalée chez le *Polygordius*, sur la ligne ventrale, se retrouve, même plus développée, chez les *Capitella*. Dans les autres genres de la même famille, elle s'isole complètement et forme un tube cylindrique toujours ouvert dans l'œsophage en avant. Cet *intestin annexe* se retrouve chez quelques *Eunicidés* et chez l'*Oligognathus* : dans ces derniers, il est clos en arrière ; chez les *Capitellidés* il est probablement ouvert dans l'intestin. Nous allons le retrouver chez les Géphyriens.

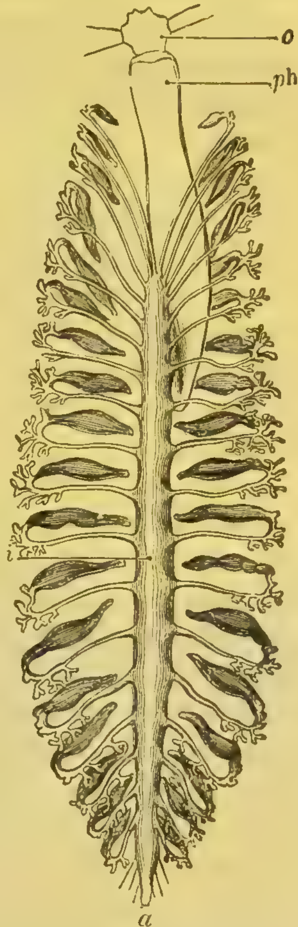


Fig. 285. — Appareil digestif d'*Aphrodite aculeata*, L. — *o*, bouche; *ph*, pharynx; *i*, intestin avec ses appendices cæcaux; *a*, anus (Milne-Edwards).

Tube digestif des Oligochètes. — Le tube digestif des *Oligochètes* présente les plus grandes analogies avec celui des Polychètes, mais il est toujours dépourvu d'intestin annexe. Aux trois parties fondamentales, pharynx, œsophage, intestin, qui existent seules chez les Limicoles, s'ajoutent dans les types supérieurs des dilatations, à rôle spécial. Les Lombricidés (Pl. III, A) en ont deux, un jabot (J) et un gésier (G) fortement musculeux. Des glandes volumineuses (trois paires chez le Lombric) débouchent, soit dans l'œsophage (*Lumbricus*), soit dans l'intestin terminal (*Urochæta*, *Rhinodrilus*). Ce sont les *glandes de Morren* (*gm*). Les grosses cellules qui les composent renferment une émulsion qu'on a crue longtemps graisseuse, mais qui, en présence des acides, dégage de l'acide carbonique (1) ; c'est sans doute

(1) Robinet. C. R., t. XCVII, 1883.

un carbonate soluble, chargé peut-être de neutraliser les acides dus à la fermentation des substances végétales avalées par l'animal ; son rôle est certainement chimique ; les glandes de Morren manquent chez le *Pontodrilus*.

Une particularité qui caractérise exclusivement les Oligochètes est la présence, au côté dorsal de l'intestin, d'un repli longitudinal médian, le *typhlosolis*. Ce repli fait saillie dans la cavité de l'intestin, dont la section transversale a par suite la forme d'un croissant. On peut le concevoir comme résultant d'une gouttière formée, sur la ligne médio-dorsale de l'intestin, par refoulement de la paroi, et dont les deux bords se seraient affrontés ; le typhlosolis est en effet creusé d'une cavité, close au côté dorsal par une cloison musculaire sur laquelle court un vaisseau longitudinal. Il est probable que le typhlosolis n'a pas d'autre rôle que l'augmentation de la surface absorbante de l'intestin. Il est parfois lui-même pourvu de replis longitudinaux (Planche III, B).

TUBE DIGESTIF DES HIRUDINÉES. — Le caractère le plus remarquable du tube digestif des HIRUDINÉES est la présence de cæcums latéraux, rappelant ceux des Aphrodites (fig. 285). Ce caractère ne fait défaut que chez quelques espèces (*Nephelis*). Encore cette disparition est-elle un caractère secondaire. Les jeunes présentent au tube digestif des dilatations en chapelet ; cet état est celui qui persiste chez la *Branchiobdella* et la *Pontobdella*. Chez cette dernière, s'ajoute un long cæcum impair, débouchant dans l'intestin moyen. Chez la *Batrachobdella* et toutes les Hirudinées supérieures, existent des cæcums pairs, un dans chaque segment. Les deux derniers tendent à prendre une prédominance marquée, nette dans l'*Hirudo* (fig. 286, *c*, *k*). Chez la *Clepsine*, ils sont même ramifiés, tandis que ceux de la quatrième paire se prolongent loin en avant. C'est peut-être là un passage aux Turbellariés.

La disposition de la partie antérieure du tube digestif a permis de diviser les Hirudinées en deux grands groupes :

Les *Gnathobdellidées*, chez lesquelles le tube digestif ne peut se dévaginer que sur une très faible étendue. Sur les parois de l'œsophage se trouvent trois bourrelets, recouverts d'une lame chitineuse. Ce sont les trois mâchoires des Sangsues. Grâce à des muscles spéciaux, elles peuvent s'écarter et se rapprocher, agissant alors comme des scies et des ciseaux. La lumière de l'œsophage a la forme d'une étoile à trois branches.

Ces mâchoires disparaissent chez les *Rhynchobdellidées* (1) ; mais, chez ces dernières, la portion antérieure du tube digestif

(1) L'œsophage de la *Pontobdella* possède cependant trois saillies, représentant les rudiments des mâchoires.

peut se dévaginer en une longue trompe inerme, semblable à celle que l'on rencontre chez quelques Plathelminthes (Triclades, Polyclades).

TUBE DIGESTIF DES GÉPHYRIENS. — Seul parmi les GÉPHYRIENS, le *Priapulus* possède un tube digestif droit, et un pharynx armé

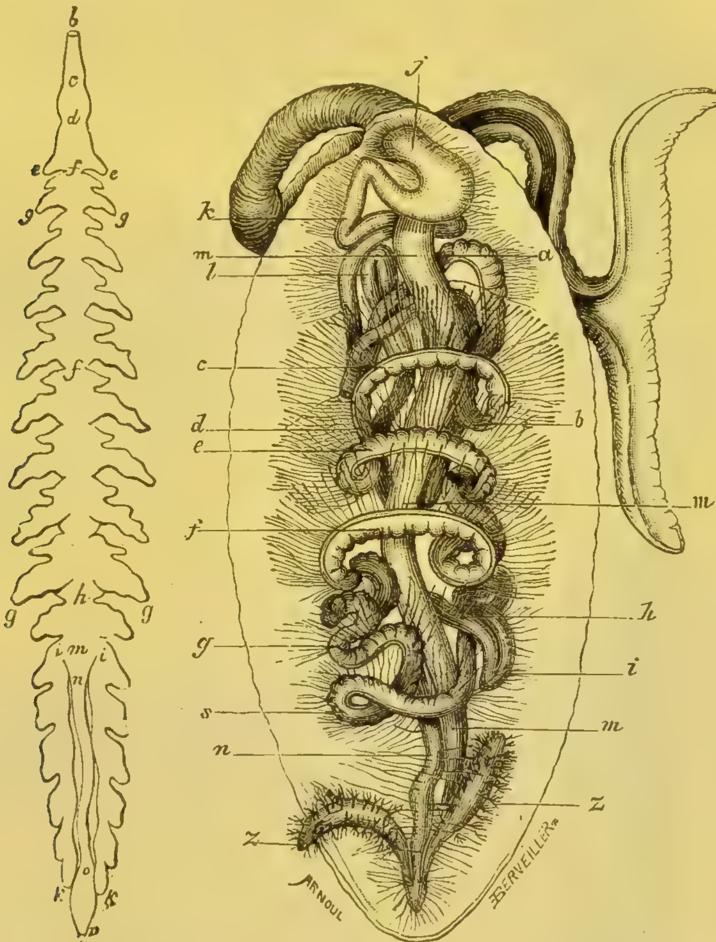


Fig. 286. — Tube digestif de Sangsue (*Hæmopis sanguisuga*). — *b-c*, œsophage ; *c-d*, premier compartiment stomacal ; *df*, le second, avec son cæcum, *e ; f-f-h*, portion moyenne de l'estomac, avec ses cæcums, *g* ; *i-k*, les deux grands cæcums ; *mn*, entonnoir ; *nop*, rectum.

Fig. 287. — *Bonellia viridis*, Rolando, femelle, ouverte par le dos. — *jkl*, portion antérieure de l'intestin ; *a*, commencement de la portion moyenne ; *b-i*, *s*, replis ds celle-ci ; *n*, rectum ; *z*, glandes anales ; *m*, néphridie (DE LACAZE-DUTHIERS).

de papilles et de dents, montrant des affinités remarquables avec les Polychètes.

Chez tous les autres, l'anus s'ouvre sur la face dorsale, parfois très en avant, ce qui suppose que l'intestin possède deux branches en V, une directe, l'autre récurrente. Ces deux branches sont en général enroulées en spirale, soit autour de l'organe

excréteur (Bonellie, fig. 287), soit en s'enlaçant mutuellement (*Sipunculus*, *Phascolosoma*, fig. 288, *i*). La partie antérieure du tube digestif peut parfois se dévaginer en forme de trompe.

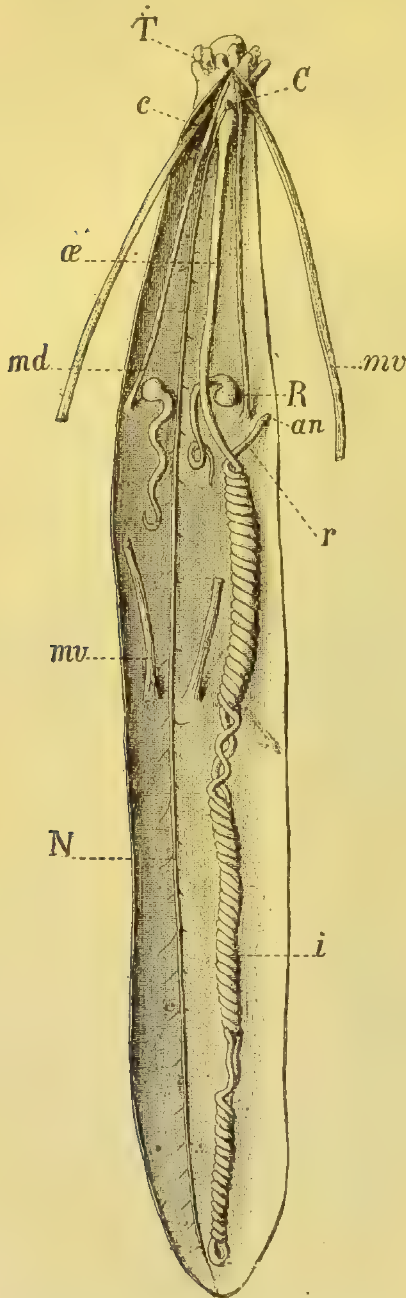


Fig. 288. — Anatomie de Phascolosome. — T, tentacules rétractés ; C, cerveau ; *c*, collier œsophagien ; N, chaîne nerveuse ; *œ*, œsophage ; *i*, intestin ; *r*, rectum, *an*, anus ; R, reins ; *mv*, muscles rétracteurs ventraux ; *md*, muscles rétracteurs dorsaux.

Le point le plus intéressant est la présence dans plusieurs genres d'un intestin annexe, homologue à celui de plusieurs Polychètes. Il se réduit parfois à une simple gouttière ciliée (*Phascolosoma*). Chez les Échiures, c'est un vrai canal, débouchant par ses deux extrémités dans l'intestin. Enfin, dans les Siponcles, il devient un diverticule, clos à sa partie postérieure et s'enroulant avec la double spire de l'intestin. La signification morphologique et le rôle physiologique de cet organe ne sont pas connus.

§ 5. — *Circulation.*

Liquides organiques des Annélides. — Les liquides organiques qui existent dans le corps des Annélides sont au nombre de deux : l'un d'eux, le *sang* proprement dit est contenu dans un système de vaisseaux, où il circule par suite des contractions musculaires de certaines parties. L'autre est le *liquide de la cavité générale*; il occupe les espaces interorganiques du cœlome. L'appareil vasculaire étant parfaitement clos chez les Chétopodes et les Géphyriens, les deux liquides ne sont jamais mélangés dans ces deux groupes. Il n'en est pas de même chez les Hirudinées; les deux systèmes de cavités communiquent, comme nous le verrons; il n'y a donc qu'un seul et même liquide. Le sang, comme le liquide cœlomique, présente des éléments figurés, les globules sanguins, dont la nature est assez variable. Chez les Chétopodes, les globules du sang ont une forme fixe, tandis que ceux de la cavité générale sont amiboïdes. Chez les Géphyriens, tous peuvent être amiboïdes, sphériques ou biconcaves. Ils

sont amiboïdes dans les Hirudinées. Le rôle physiologique des deux liquides est encore un peu obscur. Il est probable que l'un et l'autre jouent un rôle actif dans la nutrition. Mais le sang paraît jouer au moins chez les Chétopodes le rôle essentiel dans la respiration. C'est en effet lui qui renferme constamment des pigments respiratoires. Toutefois, dans les Glycères et les *Capitella*, dépourvus de vaisseaux, le liquide cœlomique remplace le sang et renferme de nombreux globules pigmentés par l'hémoglobine.

Les *pigments respiratoires* varient eux-mêmes beaucoup dans l'intérieur d'un même groupe. L'hémoglobine paraît être la plus répandue. On la rencontre soit sur les globules comme dans les genres précédents, et dans quelques Géphyriens (*Thalassema*, *Neptunia*, *Hamingia arctica*), soit dans le plasma (OLIGOCHÈTES, *Eunice*, *Nereis*, *Arenicola*, *Cirrhatulus*, *Terebella*, GNATHOBDELLIDÉES). Un pigment rose, l'hémérythrine, devenant plus foncé par oxydation, colore les globules des *Siponcles*, des *Phascolosomes* et des *Bonellies* ; ceux des *Echiures* sont colorés en brun. Enfin chez les *Chlorèmes*, les *Sabelles*, et plusieurs *Serpulidés*, le plasma est coloré en vert par la chlorocruorine. Le plus souvent, d'ailleurs, le sang est incolore, et on n'a pas étudié la substance respiratoire qu'il renferme.

APPAREIL CIRCULATOIRE DES POLYCHÈTES (1). — Rien n'est plus variable que l'appareil circulatoire des Polychètes : il est absolument plastique et subit le contre-coup de toutes les variations qui se manifestent dans les autres organes. Néanmoins il existe des caractères importants qui se retrouvent dans tous les types avec une certaine constance.

C'est un système *clos*, présentant constamment les parties suivantes : 1° un *vaisseau dorsal*, contractile, poussant le sang d'arrière en avant et situé sur l'intestin ou près de la paroi supérieure du corps ; 2° un *vaisseau ventral*, situé entre l'intestin et le cordon nerveux, non contractile, et dans lequel le sang chemine d'avant en arrière ; 3° des *anses vasculaires métamérisées*, faisant communiquer plus ou moins directement les deux vaisseaux précédents : ceux-ci sont de plus en relation, en avant et en arrière, par un réseau vasculaire ; 4° un *réseau intestinal*, placé sous la dépendance du vaisseau dorsal et pouvant être remplacé par un réseau de lacunes.

Ce type schématique est réalisé à peu près complètement chez les *Nephthys*, qui présentent une homonomie remarquable (Jacquet) (Pl. III, C). Le vaisseau dorsal (*vd*) donne dans chaque segment et de chaque côté un vaisseau latéral ; celui-ci, après avoir donné une branche qui va se ramifier sur l'intestin, se rend à la paroi du corps, et se termine en un réseau dans la paroi du parapode dorsal. Un vaisseau latéral part de même du vaisseau ventral (*vv*), et se termine par un réseau dans la rame ventrale. Les deux réseaux sont réunis par une anastomose verticale (*an*). Enfin, de part et d'autre de la chaîne nerveuse, courent deux vaisseaux nerviens (*vn*), qui

(1) JACQUET, M. S., Neapel, t. VI, 1885.

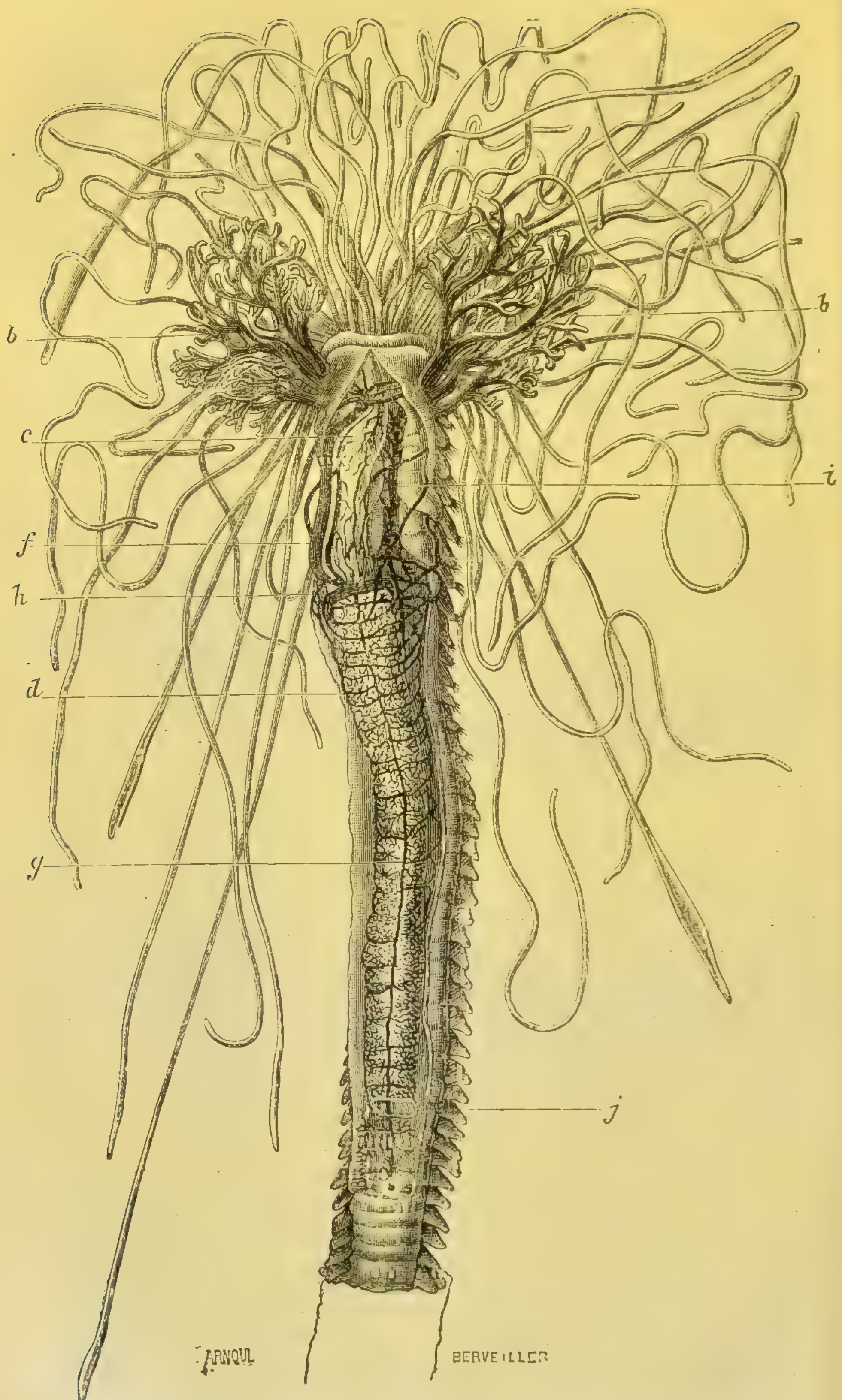


Fig. 289. — *Terebella nebulosa*, Gr., ouverte par la face dorsale. — *b*, branchies ramifiées au milieu des tentacules simples; *c*, pharynx; *d*, intestin coupé à la partie postérieure; *g*, vaisseau dorsal dilaté en *f*: *h*, anneau vasculaire péri-œsophagien; *i*, vaisseau ventral; *j*, parapodes (Milne-Edwards).

PLANCHE III

APPAREIL CIRCULATOIRE DES ANNÉLIDES.

PLANCHE III

APPAREIL CIRCULATOIRE DES ANNÉLIDES

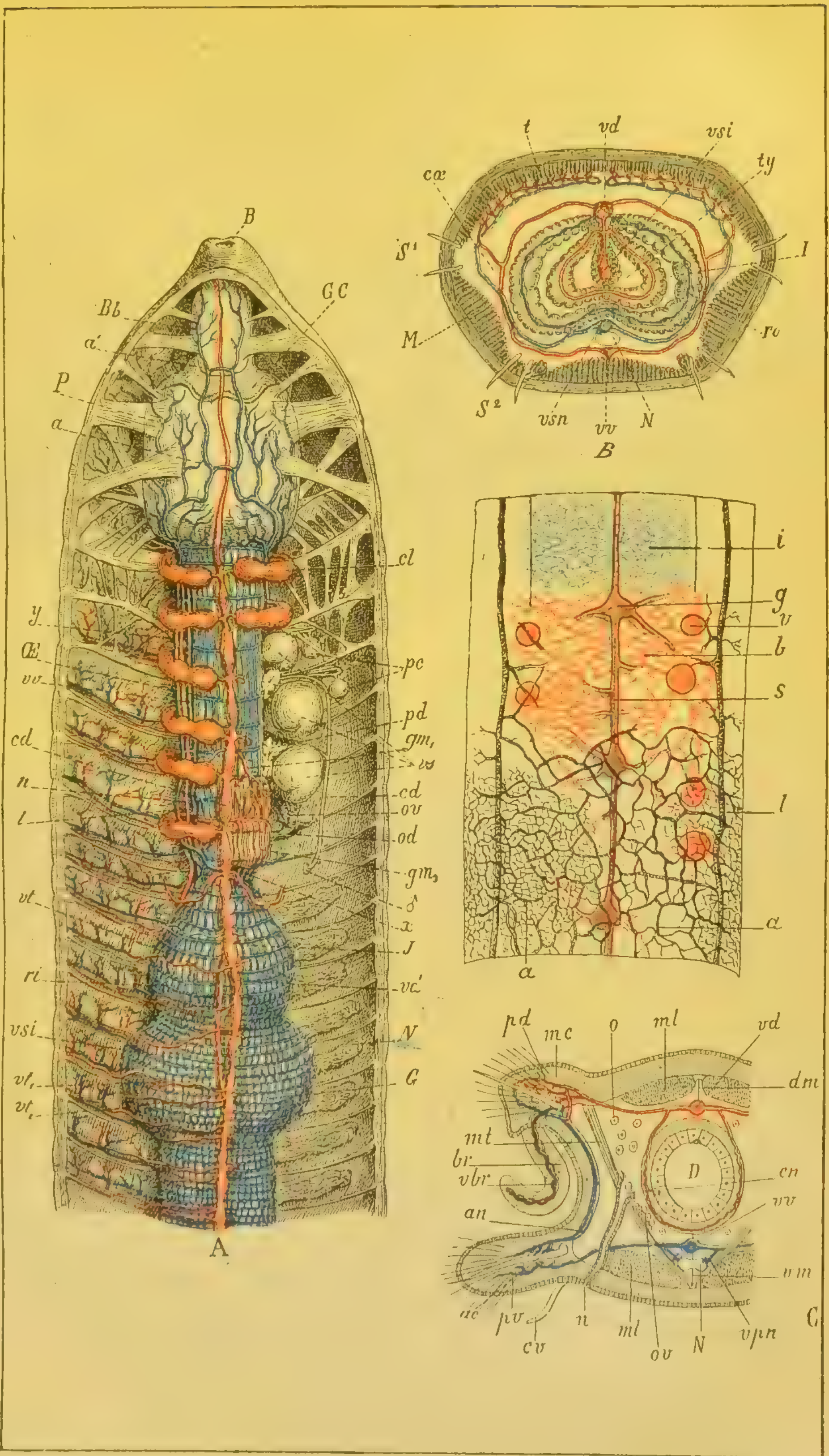
A, APPAREIL CIRCULATOIRE ET ORGANISATION DU VER DE TERRE. — **B**, bouche; **Bb**, bulbe buccal; **P**, pharynx; **Œ**, œsophage; **J**, jabot; **G**, gésier; **GC**, ganglion cérébroïde; **N**, néphridies; **vd**, vaisseau dorsal; **vsi**, vaisseau sus-intestinal (du typhlosolis); **vv**, vaisseau ventral; **n**, vaisseau sous-nervien; **cd**, renflements musculaires (cœurs) du vaisseau dorsal; **cl**, cœurs latéraux; **l**, **y**, vaisseaux latéraux de l'œsophage, issus du vaisseau dorsal en **x**; **ri**, réseau intestinal; **vt**, $\mathbf{vt}_1$, vaisseaux tégumentaires allant du vaisseau dorsal au vaisseau ventral; $\mathbf{vt}_2$, anastomose entre le vaisseau dorsal et le vaisseau sous-nervien; $\mathbf{gm}_1$, réseau des deux premières glandes de Morren; $\mathbf{gm}_3$, réseau de la troisième; **a**, **a'**, anastomoses des vaisseaux du pharynx; **vs**, vésicules séminales; **pd**, pavillons des canaux déférents; **cd**, canal déférent commun; ♂, orifice mâle; **pc**, poches copulatrices; **ov**, ovaire; **od**, oviducte. EDMOND PERRIER.

B, COUPE TRANSVERSALE D'UN VER DE TERRE; **I**, intestin; **N**, chaîne nerveuse; **ty**, typhlosolis; **t**, vaisseaux tégumentaires; **M**, couche musculaire; $\mathbf{S}_1$, $\mathbf{S}_2$, soies dorsales et ventrales; **cœ**, cœlome; **vd**, vaisseau dorsal; **vsn**, vaisseau ventral; **ri**, réseau intestinal; **vv**, vaisseau sous-nervien. EDMOND PERRIER.

N. B. — Les couleurs n'indiquent pas la nature du sang. On a représenté en *bleu* le réseau intestinal, les vaisseaux œsophagiens latéraux, et le vaisseau ventral; en *rouge*, le vaisseau dorsal, le vaisseau du typhlosolis, le vaisseau sous-nervien et leurs dépendances.

C, COUPE DEMI-SCHÉMATIQUE D'UNE *NEPHTHYS*: **pd**, parapode dorsal; **pv**, parapode ventral; **cv**, cirre ventral; **ac**, acicule; **mc**, muscles circulaires; **ml**, les quatre bandes de muscles longitudinaux; **mt**, muscles transversaux; **br**, branchie; **D**, coupe du tube digestif; **dm**, mésentère dorsal; **vm**, mésentère ventral; **N**, coupe de la chaîne nerveuse; **en**, néphrostome; **n**, orifice externe de la néphridie; **ov**, ovaire; **o**, œufs dans le cœlome; **vd**, vaisseau dorsal; **vv**, vaisseau ventral; **vpn**, vaisseaux périnerviens; **vbr**, vaisseaux branchiaux; **an**, anastomose réunissant les réseaux des deux parapodes (composé d'après les dessins de JACQUET). — Comme dans les figures précédentes, la couleur n'indique pas la nature du sang contenu dans les vaisseaux.

D, FRAGMEMT D'UNE *NEPHELIS*, dont l'appareil circulatoire est injecté: **i**, réseau intestinal (coloré en bleu) : **b**, tissu botryoïde (rouge) et ses vésicules, **v**; **s**, sinus veineux périnervien; **g**, ganglion; **a**, réseau capillaire superficiel, dépendant des vaisseaux latéraux, **l**. (D'après une préparation et des dessins inédits de FÉLIX BERNARD.)



C. Richard del. J.-B. Baillière et fils.

Appareil circulatoire des Annélides.

reçoivent un vaisseau de chaque réseau parapodial. Les branchies sont irriguées par le réseau des parapodes dorsaux.

L'appareil se modifie (fig. 289) par trois causes principales :

1° Par l'apparition de nouvelles parties accessoires : branches allant aux divers organes (branchies, néphridies, intestin, etc.); dédoublement du vaisseau dorsal ou du vaisseau ventral (*Hermella*, *Eunicidés*, *Térébellidés*); vaisseaux longitudinaux accessoires (intestino-latéraux des Arénicoles, vaisseaux nerviens de beaucoup de Polychètes).

2° Par l'apparition d'organes contractiles spéciaux. En général, le vaisseau dorsal tout entier est contractile (la plupart des *Errantes*). Mais, chez les *Sédentaires*, la contractilité tend à se localiser dans la partie antérieure de ce vaisseau. Il se forme un véritable cœur (*Terebella*). Chez l'*Arénicole*, le cœur reçoit le sang de trois vaisseaux, vaisseau dorsal et vaisseaux intestino-latéraux ; ces derniers se renflent avant leur arrivée au cœur, et il se constitue ainsi une véritable oreillette.

3° Enfin, dans quelques types, l'appareil circulatoire offre de remarquables preuves de dégradation. Chez les *Cirratulidés*, le vaisseau dorsal n'est bien développé que dans la région branchiale. En arrière, il se continue par une série de lacunes creusées dans les parois de l'intestin, et représentant aussi le réseau péri-intestinal. Les *Serpulidés*, les *Ariciidés* et les *Chætoptéridés* présentent le même fait, mais comme les branchies sont céphaliques, le réseau lacunaire occupe à peu près toute l'étendue de l'intestin.

Enfin les *Capitellidés* et les *Glycéridés* sont dépourvus de vrais vaisseaux et même de sinus lacunaires ; le sang se confond avec le liquide de la cavité générale (Eisig).

Appareil circulatoire des oligochètes. — On retrouve chez les Oligochètes les deux vaisseaux longitudinaux dorsal et ventral des Polychètes. Ils existent seuls chez les *Limicoles*, où ils sont réunis : 1° en avant et en arrière par un réseau capillaire péri-intestinal ; 2° dans chaque segment par un nombre variant de deux à cinq paires d'anses latérales, les unes flottant dans la cavité générale, les autres appliquées contre l'intestin, auquel elles fournissent un réseau vasculaire.

Chez les *Lombricidés* (Pl. III, A et B), il s'y ajoute deux autres vaisseaux également médians, placés l'un dans le typhlosolis (*vsi*), l'autre au-dessous de la chaîne nerveuse (*vsn*) (ce dernier manque chez les *Pontodrilus*). Les connexions des quatre vaisseaux varient dans les divers genres ; voici toutefois leur disposition générale.

A. — Le vaisseau dorsal donne, dans la région moyenne et postérieure :

1° Des vaisseaux qui se divisent en plusieurs branches : les uns (vt_2) se rendent directement au vaisseau sous-nervien, les autres, après s'être ramifiés dans les téguments, et avoir joué le rôle de vaisseaux respiratoires, se rendent au vaisseau sus-nervien (vaisseau ventral) et aux organes (Pl. III, B).

2° Des branches intestinales, qui se répandent en un réseau très riche dans la paroi du tube digestif.

B. — Les deux vaisseaux nerviens sont unis par des branches vasculaires latérales.

C. — Dans la région œsophagienne, le vaisseau du typhlosolis devient superficiel, et il émet des branches qui vont se jeter dans le réseau émané du vaisseau dorsal.

D. — Des branches venues du vaisseau dorsal descendent transversalement sur les côtés de l'œsophage et présentent sur leur trajet des dilatations ampullaires. Ce sont les *cœurs*. Il y en a cinq ou six chez le *Lombric*, trois chez les *Urochæta*. Quelquefois les cœurs reçoivent aussi des branches du vaisseau du typhlosolis.

En général, chez les Limicoles, le vaisseau dorsal est seul contractile. Toutefois chez le *Tubifex* et le *Limnodrilus*, quelques-unes des anses antérieures le sont aussi. Elles le sont toutes chez le *Stylodrilus*, et il en est de même, chez le *Nemodrilus*, de l'extrémité antérieure du vaisseau ventral. Enfin dans le *Limnodrilus Udekemianus*, les anses latérales des huitième et neuvième segments sont contractiles et dilatées en cœurs latéraux, passage intéressant aux Terricoles.

Appareil circulatoire des hirudinées. — L'appareil vasculaire des Hirudinées présente une différence essentielle avec celui des Chétopodes : il est toujours incomplètement clos, il se trouve en communication avec la cavité générale et les espaces endigués qui en dépendent. Le cœlome est en effet, dans tous les types, envahi par un parenchyme conjonctif variable. Toutefois il en reste toujours des traces plus ou moins importantes : les trabécules se disposent généralement de façon à former un feutrage circonscrivant des espaces endigués assez réguliers, qu'on désigne sous le nom de *sinus*, mais qui seraient mieux nommés *lacunes*.

Chez les *Gnathobdellidées*, la disposition est particulièrement compliquée : les éléments conjonctifs du cœlome se disposent de façon à former des traînées serrées, régulières, dont l'ensemble constitue le *tissu botryoïde* (Pl. III, D, *b*). Ses cellules sont ramifiées, fortement pigmentées, et leurs trabécules s'anastomosent avec ceux des cellules voisines ; ils se creusent ordinairement de canaux

qui se mettent en communication d'une part avec les vaisseaux proprement dits (*va*), de l'autre avec les sinus cœlomiques (*sg*). Leur ensemble constitue le *pseudo-cœlome* de Bourne.

En résumé, nous avons à distinguer, avec Leydig, deux sortes de voies circulatoires : les vrais vaisseaux, à parois musculaires, et les sinus cœlomiques. Cette distinction n'a encore été faite d'ailleurs que dans un petit nombre de types.

Chez les *Rhynchobdellidées*, et en particulier dans la *Pontobdella* et la *Clepsine*, existent quatre vaisseaux longitudinaux communiquant tous les quatre, en avant et en arrière, et ne donnant aucune branche (Bourne).

Le système lacunaire comprend aussi quatre sinus, disposés autour des quatre vaisseaux : le *sinus ventral* entoure le vaisseau ventral, la chaîne nerveuse et les ovaires ; il donne des branches qui accompagnent les nerfs, puis les quittent pour se rendre au *sinus dorsal*. Vers le milieu du corps, ces anses présentent des dilatations où s'ouvrent les pavillons vibratiles des néphridies.

Le sinus dorsal communique en outre avec le sinus ventral par des anses en connexion avec les testicules.

Les *sinus latéraux*, qui accompagnent les vaisseaux latéraux, sont très réduits, presque virtuels : ils donnent de petites branches, qui vont s'ouvrir dans des dilatations sous-épidermiques, et représentent, d'après Bourne, un appareil branchial dégénéré.

C'est là le type le plus complet ; les autres peuvent s'en déduire par des réductions : disparition des vaisseaux latéraux (*Branchiobdella*), des sinus latéraux (*Clepsine*). Dans ce dernier genre et dans la *Batrachobdella*, le vaisseau dorsal se divise en un certain nombre de chambres successives, séparées par des valvules.

D'importantes modifications apparaissent, quand on passe aux *Gnathobdellidées*.

1° Il n'y a plus ni vaisseau dorsal ni vaisseau ventral ;

2° Il n'y a plus de sinus latéraux. Les vaisseaux latéraux, par contre, jouent un rôle considérable, ils donnent :

a. Des branches d'anastomose sur les deux faces du corps ;

b. Des rameaux qui vont dans les téguments se résoudre en trois couches superposées de capillaires ;

c. Des vaisseaux spéciaux, se rendant aux organes (néphridies, ovaires, testicules, conduits génitaux, intestin).

3° Le sinus ventral qui entoure le système nerveux se continue par des branches périnerviennes jusqu'aux capillaires cutanés.

4° Le sinus dorsal (qui peut manquer) s'unit en arrière au sinus ventral. C'est lui qui est en communication avec les espaces du

tissu botryoïde. Ce dernier à son tour entre en relation avec les vaisseaux cutanés profonds et moyens. C'est là que se fait le mélange du sang des vaisseaux et de celui des sinus. Ce mélange peut se



Fig. 290. — Partie antérieure d'*Echiurus Gærtnerii*, de Q., ouverte par le dos. — *a*, bouche; *b*, œsophage; *c*, *d*, trompe; *e*, intestin; *f*, vaisseau dorsal; *g*, dilatation contractile de celui-ci (cœur dorsal); *i*, cœur mésentérique communiquant avec le vaisseau dorsal par un anneau péri-intestinal; *ll*, vaisseaux mésentériques; *m*, cœur ventral; *k*, sa communication avec le cœur mésentérique; *n*, vaisseau ventral; *n'n'*, sa bifurcation antérieure; *o*, faisceau musculaire, entourant la gaîne des deux crochets abdominaux; *pppp*, testicules; *q*, ganglion cérébroïde et collier œsophagien; *r*, chaîne nerveuse.

faire aussi dans la ventouse anale, mais le fait n'est pas prouvé.

5° Les néphridies sont pourvues d'un fin réseau capillaire en relation avec les vaisseaux latéraux, avec les capillaires cutanés et avec le sinus ventral. Sur le trajet des sinus qui vont de ce dernier aux néphridies, se trouvent des dilatations appelées *cœurs*

moniliformes qui logent le pavillon terminal des néphridies. La description qui précède s'applique surtout à l'*Hirudo* et aux genres voisins. Les modifications que subit l'appareil dans les autres types sont d'ailleurs assez légères.

Appareil circulatoire des Géphyriens. — Les Géphyriens ont un appareil circulatoire clos, mais beaucoup plus réduit que celui des Chétopodes. Certains d'entre eux, les *Priapulidés*, et quelques *Siponculidés* et *Echiuridés*, semblent même dépourvus de tout système vasculaire. La partie principale de l'appareil au maximum de complication (fig. 290) se compose d'un vaisseau dorsal contractile (*f*,*g*), appliqué sur l'intestin et d'un autre ventral (*n*), appliqué contre les téguments. Tous les deux se terminent en culs-de-sac en arrière ; à leur partie antérieure ils sont réunis par un anneau ou un plexus vasculaire (*n'*), entourant le pharynx et donnant aux tentacules buccaux soit des vaisseaux, soit un plexus sanguin.

Chez les Echiuridés l'allongement du lobe préoral amène une modification analogue à celle que nous présente le système nerveux. Le collier s'allonge d'une façon considérable, et ses deux branches issues de la partie antérieure de la trompe, où se termine le vaisseau dorsal, suivent les deux bords de celle-ci pour ne se réunir de nouveau qu'en arrière de la bouche, où commence seulement le vaisseau ventral.

En outre, les deux vaisseaux peuvent se réunir par des réseaux anastomotiques, qui courent dans les parois de l'intestin, en diverses régions, et servent sans doute à l'absorption des substances assimilables. Ils constituent, dans certains cas, des vaisseaux mésentériques (*i*,*l*). Sur le vaisseau dorsal sont souvent attachés des cæcums, simples ou ramifiés, dont le rôle est inconnu.

La paroi des vaisseaux est tapissée à sa face interne par un endothélium, où on distingue des plages de cellules ciliées. Elles peuvent dans certains cas, notamment dans le vaisseau dorsal, se réunir, de façon à constituer un ruban vibratile, courant tout le long du vaisseau.

§ 6. — *Appareil respiratoire.*

Beaucoup d'Annélides sont entièrement dépourvues d'organes respiratoires spéciaux. C'est le cas des Hirudinées, de la plupart des *Oligochètes* et des Géphyriens, et de quelques *Polychètes* (*Abranches*). L'hématose se fait simplement à travers les téguments. Mais dans la plupart des Polychètes apparaissent des appendices cutanés, les branchies, de formes et de positions extrêmement variables.

Branchies des polychètes. — Chez les *Glycéridés* et les *Capitellidés*, où tout l'appareil sanguin fait défaut, c'est le liquide de la cavité générale qui circule à l'intérieur de ces appendices ; ce sont des *branchies lymphatiques.* On en rencontre aussi dans beaucoup d'autres types. Bien qu'elles soient souvent dans le voisinage des parapodes, les branchies lymphatiques n'ont pas de connexions parfaites avec ces organes locomoteurs.

Chez les *Syllis*, les parapodes sont creusés de cavités ciliées où pénètre le liquide cœlomique. Chez les *Glycères*, apparaissent sur les parapodes des prolongements creux qui, chez les *Phyllodoces*, se différencient en organes foliacés.

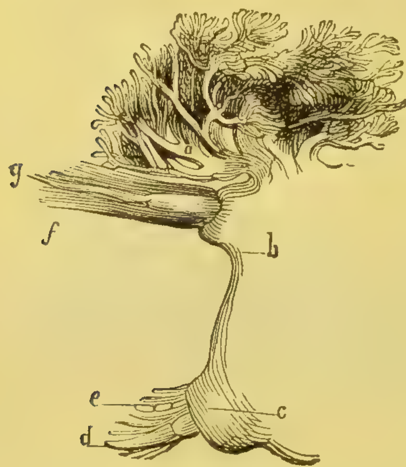


Fig. 291. — Coupe de la moitié gauche d'un segment d'*Amphinome carunculata.* — *a*, branchies ; *b*, *c*, parapodes ; *d*, acicule ventral ; *e*, soies ventrales ; *f*, soies dorsales ; *g*, acicule dorsal (J. Muller).

C'est encore aux branchies lymphatiques qu'appartiennent les grandes élytres dorsales des *Aphroditidés* (fig. 282) ; elles ne contiennent pas de vaisseaux sanguins, mais elles sont en communication avec les cavités du corps. Dans le genre *Aphrodite*, les élytres sont protégées par un épais feutrage de soies molles et très longues, que nous avons déjà homologuées aux soies locomotrices, et qui forment un toit recouvrant la face dorsale du corps ; la cavité ainsi limitée communique avec l'extérieur, en avant et en arrière, par des ouvertures, et la circulation de l'eau est réalisée à son intérieur par le mouvement des élytres.

Lorsque le système vasculaire est bien différencié, ce qui est le cas le plus fréquent, il existe de vraies *branchies vasculaires* en connexion avec l'appareil sanguin clos. Chez les *Annélides errantes* elles sont visibles sur la plupart des anneaux ; on les connaît sous le nom de *branchies thoraciques*, et elles sont en connexion étroite avec les parapodes (fig. 291) ; ce sont alors des cirres modifiés ou des appendices de ceux-ci.

Au contraire, dans les *Annélides tubicoles*, les branchies ne se développent que sur les parties du corps les plus en relation avec l'eau aérée, c'est-à-dire en général sur les anneaux antérieurs. Ce sont les *branchies céphaliques*, qui correspondent soit à des tentacules, soit à des palpes devenus arborescents, et peuvent conserver une grande sensibilité (fig. 289).

Chez les *Nereis*, il n'existe pas de branchies différenciées, mais un lacis vasculaire se développe à la base des parapodes, et le tégument est aminci aux points correspondants, pour permettre l'hématose.

Les branchies thoraciques se réduisent à de simples lanières chez les *Hermelles* et les *Cirratules*; d'ordinaire elles prennent la forme de panaches plus ou moins rameux (*Chloe*, *Euphrosine*, *Amphinome*, *Arenicola*). Généralement, elles règnent toute la longueur du corps (*Eunice*), mais elles peuvent également se réduire notablement en nombre : chez les *Oligobranchus* on n'en trouve que quatre paires; de même, dans l'*Arénicole* (fig. 292), les branchies ne sont développées que dans la partie moyenne du corps. Ce fait trouve une explication dans le genre de vie de l'animal, qui habite un tube en U, dont les parties les plus profondes, les plus constamment remplies d'eau, sont précisément occupées par cette région moyenne. Les branchies des *Annélides céphalobran-*



Fig. 292. — *Arenicola piscatorum*, Lam.

ches sont, comme les précédentes, des organes arborescents, ils sont disposés en couronne autour de la bouche chez les *Terebella* ; les *Pectinaria* ont deux paires de grandes branchies pectinées.

Chez les *Serpulidés* (fig. 293), les branchies céphaliques constituent une couronne de quarante à cinquante filaments réunis à la base par une expansion membraneuse. Chacun d'eux porte deux rangées de barbes, comme l'axe d'une plume, et l'ensemble est soutenu, chez les Sabelles, par un cordon cartilagineux, s'étendant dans toute la branchie. Ces organes ne sont d'ailleurs pas toujours des branchies vasculaires ; ils peuvent aussi constituer des branchies lymphatiques. Chez les *Serpules*, une des branchies prend la forme d'une massue et fonctionne comme un opercule en venant obturer l'orifice du tube. D'après Claparède, chaque ramification branchiale a une artère et une veine réu nies par des capillaires transversaux. Cependant, dans beaucoup de cas, il existe un canal unique.

En résumé tous les appendices cirriformes ou dérivés de ceux-ci, qu'ils soient disposés soit sur les parapodes (*Dorsibranches*) ou autour de la bouche (*Céphalobranches*), jouent un rôle respiratoire en même temps qu'un rôle sensoriel. Leur cavité, quand elle est dépourvue de vaisseaux, est en communication avec la cavité du corps et remplie de liquide lymphatique. Le renouvellement de l'eau autour de ces organes est assuré par l'action des cils et par le mouvement très actif des branchies elles-mêmes.

Appareil respiratoire des Oligochètes. — La respiration dans

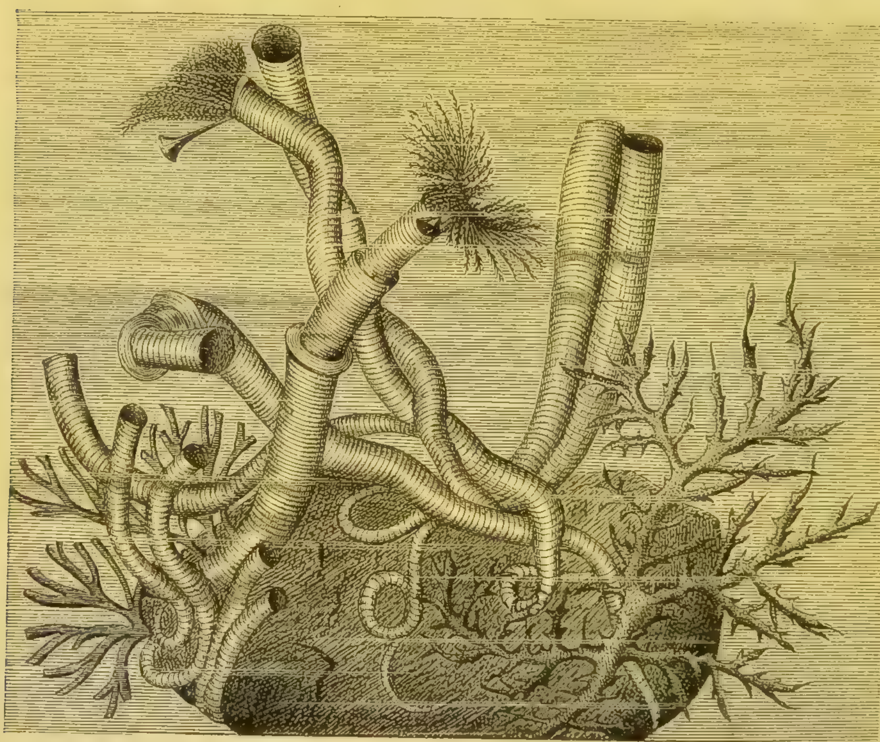


Fig. 293. — *Serpula intestinum*. Lam.

ce groupe est en général purement cutanée. Dans les *Naïs*, on a observé des mouvements rhythmiques du rectum qui indiquent peut-être une respiration anale. C'est en effet assez fréquemment à l'extrémité postérieure du corps qu'est localisée cette fonction. Nous avons signalé l'existence, chez la *Dero*, d'un pavillon vibratile digité ; son rôle est surtout respiratoire et l'animal le balance constamment au-dessus de la vase où il vit.

La respiration cutanée est absolument générale chez les Hirudinées et les Géphyriens. Dans quelques-uns de ces derniers, elle est pourtant plus active en certains points particuliers, comme sur les lobes céphaliques des Echiures, et sur les tentacules en

forme de feuilles dentelées qui entourent la bouche des Géphyriens inermes. Le panache caudal du *Priapulus* (fig. 294), formé d'un ou deux appendices, couverts de papilles, et attachés en avant de l'anus, fonctionne sans doute aussi comme branchies.

§ 7. — *Appareil excréteur.*

ORGANES SEGMENTAIRES OU NÉPHRIDIES (1). — Le schéma des organes d'excrétion des Annélides peut être présenté d'une façon très simple : ce sont des tubes souvent contournés, s'ouvrant au dehors par une de leurs extrémités et communiquant par l'autre avec la cavité générale ou avec les espaces sanguins qui en dérivent ; cette extrémité est souvent évasée en *pavillon vibratile*. La partie la plus voisine de l'orifice externe est souvent renflée en une vésicule glandulaire.



Fig. 294. — *Priapulus caudatus*, O. F. Muller, avec le panache branchial épanoui.

On peut dire que, d'une manière générale, une paire de ces organes se trouve dans chaque segment de l'animal ; de là le nom, fréquemment adopté, d'*organes segmentaires*. L'importance de ces organes provient précisément de leur disposition métamérisée ; si cette disposition était rigoureuse, la présence d'organes semblables dans un groupe allié aux Annélides prouverait indiscutablement la métamérisation de l'animal. Mais les nombreuses exceptions qu'on rencontre, chez les Annélides elles-mêmes, rendent la question plus obscure.

Des modifications nombreuses peuvent être apportées à la disposition simple qui précède :

1° Les organes segmentaires d'un même côté peuvent être réunis par un canal ou par un système de canalicules longitudinaux.

2° Des néphridies peuvent manquer dans quelques segments, ou bien plusieurs paires peuvent se rencontrer dans un même segment.

3° Le pavillon vibratile peut être obturé, ou bien plusieurs pa-

(1) COSMOVICI. A. Z. E., t. VIII, 1879-80.

villons peuvent exister à la même néphridie. La vésicule glandulaire peut manquer.

4° Certaines paires de néphridies peuvent être détournées de leur fonction sécrétrice et servir simplement de conduits aux produits sexuels.

Néphridies provisoires, Reins céphaliques. — Les organes segmentaires qu'on rencontre dans les embryons d'Annélides ne persistent pas tous à l'état adulte ; il existe donc dans tous les groupes des néphridies provisoires, dont l'étude a un grand intérêt. Les plus importantes appartiennent au premier segment formé, à la *trochosphère* qui deviendra la tête de l'Annélide (*reins céphaliques*) : ce sont des organes formés de cellules trouées ajustées

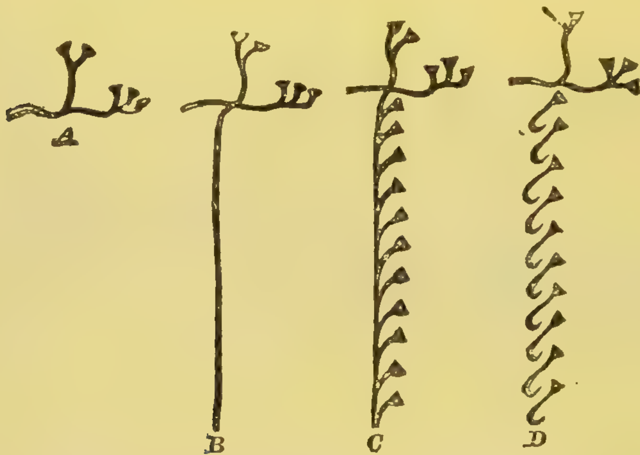


Fig. 295. — Diagrammes représentant le développement de l'appareil excréteur du *Polygordius*. — A, rein céphalique de la trochosphère ; B, bourgeonnement donnant un tube longitudinal; C, formation des pavillons segmentaires; D, individualisation des néphridies.

bout à bout, et constituant ainsi, par leur ensemble, un canal intracellulaire, disposition qui persiste chez les *Oligochètes* et les *Hirudinées*. L'extrémité n'est pas en communication visible avec la cavité générale de la larve : la lumière est obturée par une grosse cellule terminale, munie d'une flamme vibratile qui ondule dans le canal. Nous retrouverons pareille disposition chez les Plathelminthes. Dans certains cas (*Echiurus*, *Polygordius*) chaque néphridie peut présenter plusieurs pavillons. Les reins céphaliques disparaissent rapidement, mais ce sont eux qui donnent naissance, par une sorte de bourgeonnement, dont la figure 295 indique le processus, à tous les organes segmentaires.

La disparition des néphridies peut aussi s'effectuer dans d'autres segments. Ainsi, chez l'*Echiure*, le rein céphalique, avant de disparaître, bourgeonne un réseau compliqué de canaux arborescents,

qui constituent ce qu'on nomme les *reins thoraciques*. Ils jouent le rôle d'organes excréteurs pendant toute la vie larvaire, et disparaissent plus tard pour faire place aux reins permanents.

On a, à peu près toujours, retrouvé, dans les individus jeunes, les néphridies des segments qui en manquent à l'état adulte, notamment celles des premiers segments des *Capitellidés* et de beaucoup d'autres Chétopodes, des segments génitaux des Lombricidés, etc. On peut donc dire que *tout segment, même le segment céphalique, est, au moins à un moment donné, pourvu d'une paire de néphridies*. Ce n'est que par exception (les *Capitella*, d'après Eisig) qu'on trouve plusieurs néphridies (jusqu'à six) dans le même segment, sans que rien puisse faire supposer qu'il y ait eu coalescence.

Voyons maintenant les dispositions spéciales à chaque groupe.

Néphridies des Polychètes. — D'une manière générale, il existe chez les Errantes adultes une paire de néphridies par segment. On constate toutefois une tendance à la disparition des néphridies dans les segments antérieurs.

Cette tendance s'exagère chez les Tubicoles ; il n'existe plus qu'une paire de ces organes chez les *Cirratulidés*, les *Serpulidés* et les *Hermellidés;* les autres sont transformés en conduits génitaux.

Tantôt, une même néphridie est située tout entière dans le segment auquel elle est affectée ; tantôt, le pavillon s'ouvre dans le segment précédent, de sorte que le tube néphridien traverse un dissépiment.

La forme schématique se retrouve dans quelques types (*Pectinaria, Syllis fiumensis*) où la néphridie est une simple poche recourbée et terminée par un pavillon. Mais souvent il se développe, non loin de l'orifice excréteur, une vésicule glandulaire épaissie. Parfois même cette vésicule peut exister seule, par disparition du pavillon (*Ophelia*). Elle manque par contre, en général, chez les Errantes. On ne peut pas, comme l'a fait Cosmovici, considérer la vésicule comme fondamentalement distincte du tube néphridien. Car on ne trouve jamais simultanément ces deux organes, distincts l'un de l'autre, dans un même segment.

Les néphridies des *Polynoë* sont repoussées dans les parapodes; elles s'ouvrent au dehors par plusieurs orifices. Par contre, celles des *Capitellidés* présentent plusieurs pavillons. Dans le *Lania conchilega*, les néphridies perdent l'indépendance qu'elles ont généralement entre elles. Les néphridies des trois paires antérieures, au lieu de s'ouvrir séparément, débouchent dans un canal commun; les quatre néphridies postérieures, de chaque

côté, sont également réunies par un canal longitudinal; mais elles conservent leurs orifices individuels. C'est là un rappel de la forme ancestrale, que représente la figure 295 C, relative au *Polygordius*.

La fonction primordiale des organes segmentaires est bien évidemment une fonction excrétrice : les produits de désassimilation sont entraînés par le pavillon dans le canal, et peuvent aussi être sécrétés dans toute l'étendue du tube, par filtration à travers le riche réseau vasculaire qui l'entoure.

Dans les segments où se forment les produits génitaux, les néphridies sont également adaptées à l'expulsion de ces derniers. Le plus souvent, cette fonction nouvelle n'entraîne qu'un élargissement du pavillon à l'époque de la maturité sexuelle; d'autres fois, les néphridies perdent leur fonction excrétrice, et s'adaptent entièrement à la sortie des œufs; le pavillon est élargi d'une façon permanente.

Une remarquable division du travail s'observe chez les *Capitellidés*. Le pavillon se continue par un nouveau canal qui sert exclusivement de conduit génital, et s'ouvre au dehors par un pore spécial. Le tube primitif ne sert plus qu'à la sortie des matières d'excrétion, et garde des dimensions très restreintes.

Néphridies des Oligochètes. — Les néphridies des *Oligochètes* présentent la plus grande analogie avec celles des Polychètes. Le tube est long et contourné (canaux en lacet du Ver de terre) et le pavillon s'ouvre au sein de la cavité générale, dans le segment qui précède celui où est situé le reste de la néphridie. Dans le *Phreatothrix*, les néphridies traversent même plusieurs dissépiments : le tube se dirige d'abord en avant, puis revient en arrière pour s'ouvrir comme d'habitude dans le segment qui suit celui où est le pavillon.

Le canal néphridien est intracellulaire et présente, avant de s'ouvrir, une dilatation musculaire.

Entre les *Limicoles* et surtout le *Tubifex*, où les néphridies ont la plus grande simplicité, et les *Lombrics* (fig. 296), où le canal forme un écheveau compliqué, à parois épaisses et glandulaires, tous les passages existent.

Par exception, le nombre des néphridies d'un segment peut augmenter. Il en existe quatre paires dans les *Acanthodrilus*, et dans les premiers segments des *Perichæta*.

Les rapports avec les organes génitaux sont assez variables. Le plus souvent, les néphridies des segments génitaux servent d'oviductes ou de canaux déférents, et disparaissent en tant qu'organes rénaux fonctionnels. Mais chez les Terricoles, il peut

se constituer des conduits génitaux spéciaux, qui coexistent dans certains segments avec les néphridies proprement dites. Peut-être doit-on considérer ceci comme un fait de dédoublement analogue à celui des *Acanthodrilus*.

NÉPHRIDIES DES HIRUDINÉES. — Dans le groupe des HIRUDINÉES, le plan de l'appareil néphridien est des plus variables.

Chez la *Pontobdella* et la *Piscicola*, les organes segmentaires ne sont pas isolés les uns des autres : il existe d'un bout à l'autre du corps un réseau continu de fins canalicules enroulés, anastomosés, à lumière intra-cellulaire. Au niveau de chaque segment, du dixième au dix-neuvième, se détache une courte branche latérale, qui s'ouvre par un pavillon dans un sinus sanguin. Le pavillon est immédiatement précédé par une grosse vésicule, dont le contenu semble formé de cellules en dégénérescence. Dans les mêmes segments, se détachent d'autres branches qui vont s'ouvrir à l'extérieur. Bourne considère avec raison cette disposition comme très archaïque.

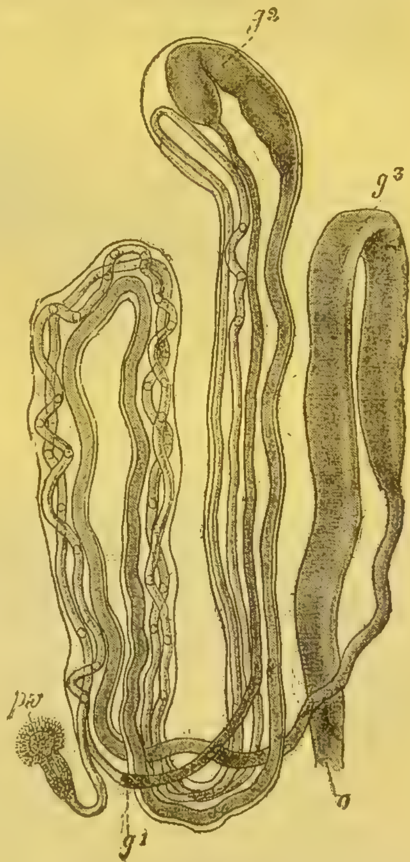


Fig. 296. — Néphridie de *Lumbricus terrestris*. — *pv*, pavillon vibratile ; g^1, g^2, g^3, les trois régions glandulaires successives du tube néphridien ; *o*, orifice externe (GEGENBAUR).

Chez le *Branchellion*, les néphridies sont aussi formées d'un lacis continu de canalicules, mais il n'y a qu'une seule paire d'orifices, et il n'existe pas de pavillons.

Dans les autres Hirudinées, les néphridies sont isolées : il en existe deux paires par segment chez la *Branchiobdella* et la *Nephelis*, une paire dans les genres *Clepsine*, *Hirudo*, *Aulastoma*.

Chez la *Clepsine*, les pavillons s'ouvrent dans le sinus ventral ; ils sont formés seulement de deux cellules. Le canal néphridien qui leur fait suite se divise bientôt en deux ou trois canalicules anastomosés, qui se réunissent de nouveau pour former un grand canal ; celui-ci débouche à l'extérieur, sans présenter de vésicule.

Chez la *Nephelis* et la *Trocheta*, le pavillon, encore très

simple, s'ouvre dans le tissu botryoïde; il n'existe pas non plus de vésicules.

Enfin, chez l'*Hirudo* et les genres voisins (*Aulastoma, Hæmopis, Hæmadipsa*) (fig. 297), les néphridies sont pelotonnées comme chez les Vers de terre; il existe un entonnoir (*pr*), mais l'ouverture en est obturée par un tissu spongieux percé de canalicules irréguliers : un appareil circulatoire compliqué se développe et compense la réduction de l'ouverture du pavillon. Le canal néphridien principal reçoit un réseau très développé de canalicules anastomosés; il devient à son extrémité un grand canal simple, à parois propres, qui, après deux circonvolutions, débouche dans une grosse vésicule, s'ouvrant elle-même à l'extérieur. Les Hirudinées nous montrent ainsi tous les intermédiaires entre les organes excréteurs arborescents des Plathelminthes et les néphridies isolées, différenciées et richement irriguées des Polychètes supérieurs. Les canaux déférents sont toujours indépendants des organes segmentaires.

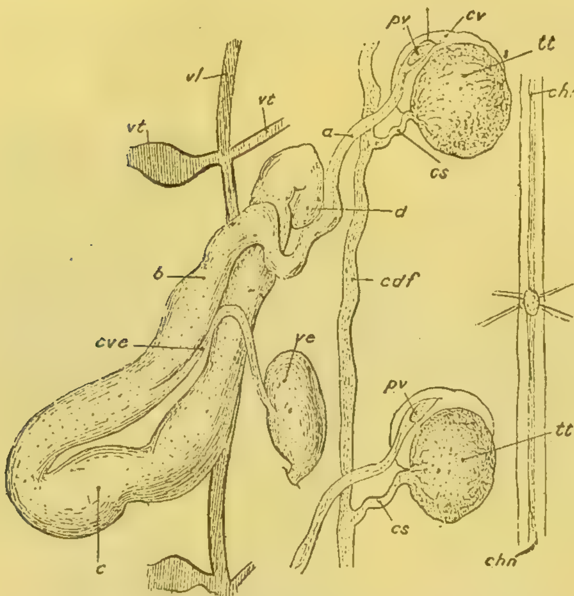


Fig. 297. — Organe segmentaire d'*Hirudo medicinalis* : — *chn*, chaîne nerveuse ; *vl*, vaisseau latéral; *vt*, vaisseau transverse; *tt*, testicule; *cs*, conduit séminal; *cdf*, canal déférent; *cv*, cavité testiculaire; *pv*, pavillon de l'organe segmentaire; *a*, canal segmentaire, se renflant en *b*, pour recevoir la glande en fer à cheval, *c, d*; *cve*, canal excréteur; *ve*, vésicule.

Néphridies des Géphyriens. — Chez les Géphyriens il est difficile de savoir quels sont au juste les organes qui doivent être considérés comme néphridies. Chez les *Échiuridés*, on considère comme tels des canaux pourvus d'un entonnoir bien développé et de parois propres, s'ouvrant à l'extérieur, derrière les soies antérieures et servant de canaux déférents. Il en existe deux paires chez l'*Échiure*, de une à quatre paires chez les *Thalassema* et un seul impair (fig. 287, *m*) chez la *Bonellia*. Parmi les Géphyriens inermes, le *Sipunculus* a deux néphridies s'ouvrant latéralement

en avant de l'anus (fig. 288, R). Le *Phascolion* n'en possède qu'une; il n'en existe aucune chez le *Priapulus*.

Outre ces néphridies, dont l'homologie avec celles des Polychètes paraît probable, on trouve encore, chez un grand nombre de Géphyriens, des *glandes anales* qui s'ouvrent dans l'intestin terminal ou près de l'anus. Chez les *Échiuridés*, ce sont de longs tubes pourvus de plusieurs pavillons ciliés, ouverts dans la cavité générale et dont l'un est terminal : ils ressemblent aux néphridies des *Capitella* (Polychètes) et des *Anachæta* (Oligochètes). Leur rôle excrétoire n'est pas douteux. On les désigne fréquemment sous le nom de *néphridies postérieures*. Elles sont particulièrement développées dans *Hamingia* et *Bonnellia viridi*, où il existe deux canaux voisins de l'anus, très ramifiés, dont les branches sont obturées par une cellule terminale avec une longue flamme qui vibre dans l'intérieur du canal. Il est plus que probable que ces organes représentent réellement une seconde paire de néphridies.

En comptant les reins céphaliques découverts chez l'Échiure et le Siponcle, on a ainsi au moins trois paires d'organes segmentaires. La disparition des reins céphaliques est un fait constant. Les deux autres paires seraient présentes à la fois dans quelques types (*Échiuridés*, *Sipunculus*). Les Géphyriens seraient par conséquent des Vers à trois segments au moins. Telle est l'opinion de Giard. Cependant quelques doutes subsistent encore, puisque nous avons vu que plusieurs paires de néphridies pouvaient exister en même temps chez les Polychètes, et que d'autre part ces organes peuvent avorter complètement dans d'autres segments. Les faits qui précèdent semblent prouver dans tous les cas que les Géphyriens forment un rameau, qui s'est détaché des Chétopodes à peu près au même niveau que les Plathelminthes.

Origine phylogénétique des néphridies. — Les trois théories suivantes ont été proposées pour rattacher les néphridies des Annélides aux organes excréteurs des autres groupes de Vers : 1° les reins céphaliques seraient seuls homologues à l'appareil excréteur des Plathelminthes ; 2° les reins céphaliques des Chétopodes et les néphridies embryonnaires des Hirudinées correspondraient aux organes sécréteurs des Nemertes, et les reins définitifs seraient les homologues des conduits génitaux de ces animaux ; 3° l'ensemble des néphridies serait homologue à l'appareil aquifère des Plathelminthes qui est métamérisé chez les Triclades, et qui perd ses arborescences chez les Némertes. Cette dernière théorie paraît la plus justifiée. Elle est complétée par les considérations tirées du développement. Primordialement les néphridies se développent par bourgeonnement et forment des arborescences (*Polygordius*, *Echiurus*) ; l'appareil est ainsi à la fois continu et métamérisé ; cette disposition persiste chez quelques Hirudinées, et on en trouve des traces dans quelques Chétopodes (*Lanice*).

Les néphridies de chaque segment s'isolent ensuite, et par accélération embryogénique se formeraient séparément dans les types supérieurs. L'a-

vortement de certaines paires, et la différenciation de certaines autres en conduits génitaux s'explique ensuite tout naturellement. Malheureusement cette théorie ne rend pas compte de la présence de plusieurs paires de néphridies dans le même segment. Cette anomalie, du reste assez rare, est encore tout à fait inexpliquée.

§ 8. — *Système nerveux* (1).

Les zoologistes sont généralement d'accord pour donner du système nerveux des Annélides un schéma très simple :

1° Il existe un *cerveau* (fig. 299) situé sur la face dorsale de l'œsophage, et formé de deux ganglions soudés : ce sont les gan-

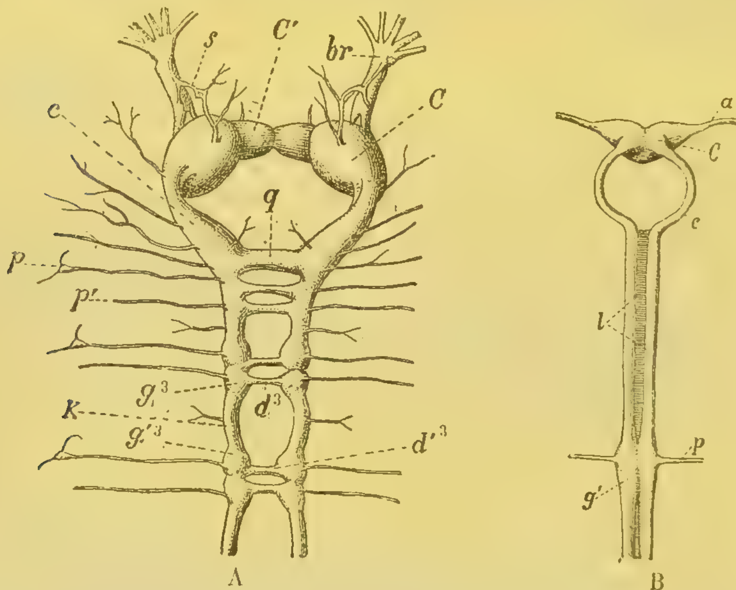


Fig. 298. — A, Système nerveux de *Sabella pavonina*, vu par la face ventrale. — C, ganglions cérébroïdes externes; C', ganglions cérébroïdes internes; *c*, collier œsophagien; *q*, première commissure de la chaîne ventrale; g^3, g'^3, ganglions antérieurs et postérieurs du troisième segment sétigères; d^3 et $d^{3'}$, commissures antérieure et postérieure du même segment; *k*, connectif unissant deux ganglions d'un même segment; — *br*, nerf branchial; *p*, *p'*, nerfs pédieux; — *s*, stomatogastrique.
B, Système nerveux de *Tomopteris onisciformis*, vu par la face ventrale. — C, ganglion cérébroïde; *c*, connectif œsophagien; *l*, cordons nerveux longitudinaux, réunis par la substance corticale; *g*, ganglion; *a*, nerf antennaire; *p*, nerf pédieux (Pruvot).

glions de l'anneau céphalique, déjà développés dans la trochosphère et correspondant aux ganglions des Monomérides. Il donne naissance aux nerfs des antennes et des yeux.

2° Sous l'intestin, règne *une double chaîne ganglionnaire* métamérisée. Les deux ganglions d'une même paire sont réunis par

(1) Pruvot. A. Z. E., 2e sér., t. III, 1885.

une commissure, et de chacun d'eux partent des filets qui vont aux muscles de la paroi du corps, aux parapodes et à leurs appendices, aux néphridies et parfois aussi à un réseau sous-épithélial. Des nerfs partent aussi quelquefois des connectifs qui relient les ganglions nerveux.

3° Un *système nerveux sympathique*, formé d'un plexus de cellules ganglionnaires et de fibres, est situé sur l'intestin, et est en relation avec le collier œsophagien en des points variables.

Ce système nerveux typique, dit *en échelle*, est réalisé dans plusieurs espèces ; il est généralement modifié par une coalescence sur la ligne médiane ; les ganglions d'une même paire sont alors soudés plus ou moins intimement, et il peut en être de même des connectifs.

La coalescence, dans le sens longitudinal, est plus rare ; on trouve chez les Hirudinées plusieurs ganglions réunis à la partie postérieure du corps, et les premiers ganglions de la chaîne ventrale sont de même soudés en une forte masse sous-œsophagienne.

Le *cerveau* représente toujours les deux ganglions du segment céphalique, comme le prouve la répartition des nerfs qui en sont issus ; néanmoins, il est quelquefois (certains Lombrics) situé dans le deuxième segment et même bien plus en arrière, par suite de la soudure avec des ganglions postérieurs.

De même, le premier ganglion de la chaîne ventrale, qui appartient généralement au deuxième segment du corps, peut au contraire se trouver dans le premier segment ou dans un segment bien postérieur.

Dans la chaîne ventrale, des ganglions accessoires peuvent apparaître dans divers segments ; chez les *Serpulidés* (fig. 298 A) et les *Lumbriconereis* existent deux paires de ganglions dans chaque segment. Chez les Hirudinées, où les ganglions d'une même paire sont confondus et les connectifs distincts, quoique réunis dans un même névrilème, un troisième petit cordon médian longitudinal (nerf de Faivre) court tout le long de la chaîne ventrale.

Par une exception remarquable, on ne trouve pas dans l'*Æolosoma* de chaîne ventrale, de sorte que le système nerveux se réduit au ganglion cérébroïde.

SYSTÈME STOMATOGASTRIQUE. — Le *système stomatogastrique* est relié tantôt au cerveau (*Eunicidés*, *Serpulidés*, fig. 298 A), tantôt aux ganglions sous-œsophagiens (*Ophéliidés*), tantôt aux deux simultanément (*Nephthys*) ; il forme un collier œsophagien, sur lequel se montrent deux ou plusieurs renflements ganglionnaires, particulièrement développés chez les Annélides à trompe ;

les nerfs qu'il donne se rendent à la partie antérieure du tube digestif. Chez les *Oligochètes*, il n'est connu que dans les *Terricoles*, où il n'est développé en collier œsophagien que chez les *Urochæta;* il se réduit, dans les genres *Perichæta* et *Pontodrilus*, à deux ganglions appliqués aux branches du collier œsophagien, et dans les Lombrics à deux nerfs partant de ces branches et se rendant au pharynx.

Très souvent, le système nerveux tout entier est dans la cavité générale, au-dessus de la couche musculaire. Mais il peut entrer en connexion plus étroite avec les muscles tégumentaires et même avec l'exoderme. Chez les *Capitella* (1), il occupe successivement d'avant en arrière ces trois positions. Dans une *Terebella* d'Helgoland, Semper a trouvé que tout le système était contenu dans l'exoderme. C'est un caractère ancestral qui se retrouve dans les *Archiannélides.*

Histologie du système nerveux. — Au point de vue histologique, les ganglions présentent une *couche corticale* de cellules unipolaires, et une masse centrale de substance ponctuée, où aboutissent les prolongements des cellules et les fibrilles des nerfs.

La structure de ces derniers mérite une attention particulière. Ils présentent en effet des éléments spéciaux, connus sous le nom de *fibres géantes* ou *cordons neuraux*, appliqués à la surface du névrilème, à la face dorsale du cordon nerveux. Ces éléments sont fréquents chez les Polychètes et constants chez les Oligochètes. Chez le Lombric, il y en a trois seulement et ils règnent d'une extrémité à l'autre de la chaîne ventrale. Malgré de nombreuses recherches, leur signification est encore douteuse. Suivant Véjdovsky, ils n'auraient aucune connexion nerveuse ; ce seraient de simples éléments de soutien, auxquels il a donné le nom de *neurocordes*, pour les comparer à la notocorde des Vertébrés. Au contraire, d'après Rodhe, ils se réduiraient en fines fibrilles, et ce seraient des prolongements gigantesques des cellules nerveuses. Spengel a d'ailleurs décrit chez *Halla* des cellules gigantesques (100 μ), que Pruvot a retrouvées chez la *Nephthys Hombegii*, mais on n'a pas démontré leur relation avec les fibres géantes. Emery croit que les fibres sont anastomosées et représentent une sorte de système lymphatique. Enfin on les a considérées comme les névrilèmes de prolongements cellulaires dégénérés et remplacés par un liquide hyalin (Lange, Eisig). Ces deux dernières hypothèses s'expliquent par l'aspect de ces éléments qui présentent un double contour très net, à contenu interne clair.

Système nerveux des Géphyriens. — La métamérisation de la chaîne ganglionnaire, qui est de moins en moins marquée quand on s'adresse aux Annélides inférieures, disparaît complètement chez les Géphyriens. Il est difficile de retrouver la division du cordon nerveux en deux parties symétriques. Cependant, on a vu au moyen de coupes que cette division existe dans le Siponcle. La concentration des éléments cellulaires en ganglions ne se manifeste jamais le long de la chaîne ventrale. Le système nerveux

(1) Eisig. M. S. Neapel, t. I, 1879.

se compose d'une bandelette cérébroïde, unie par deux connectifs plus ou moins longs à un cordon ventral; dans toutes les parties, on trouve une couche continue de cellules nerveuses et des paires de nerfs naissent de distance en distance, sans métamérisation. Ce sont les *Géphyriens inermes* qui se rapprochent le plus des Annélides. Chez le *Siponcle*, en effet, on trouve un cerveau assez bien développé, globuleux, bilobé, donnant de chaque côté cinq nerfs qui se dirigent le long de la trompe, jusqu'à la couronne tentaculaire. De chaque lobe, part en outre un nerf qui va former avec son congénère un court anneau œsophagien, et donne naissance à un grand nombre de rameaux intestinaux. Le cordon ventral, dans sa portion antérieure, flotte librement dans la cavité générale. Les branches transversales issues du cordon forment des cercles complets autour du corps et innervent les faisceaux musculaires.

Les *Géphyriens armés* sont caractérisés, on l'a vu, par un développement considérable de la partie préorale du corps : la partie cérébroïde, placée à l'extrémité antérieure de la longue trompe, se trouve entraînée en avant et le collier œsophagien s'allonge en conséquence. C'est ce qui a lieu chez l'*Echiure*, et surtout chez la *Bonellie*, où les deux connectifs du collier suivent le bord des lobes céphaliques et ne se réunissent qu'à la base de ceux-ci, en arrière de la bouche. Le cerveau n'est représenté que par la portion antérieure de cette anse allongée. Il n'y a pas de ganglion proprement dit, mais des cellules nerveuses en couche continue. Les branches transversales issues du cordon ventral forment des anneaux, fermés chez l'Échiure.

§ 9. — *Organes des sens.*

Les organes sensoriels sont très inégalement répandus chez les Annélides. Bien développés chez les Annélides errantes, surtout chez les Annélides nageuses, ils se réduisent dans celles qui rampent sur le fond de l'eau, et encore plus dans celles qui habitent la vase, le sable ou le sol. Nous étudierons d'abord les organes des sens inférieurs, puis ceux de l'ouïe, et enfin les organes visuels.

A. Organes tactiles. — Toutes les Annélides sont, sauf les *Hirudinées*, douées d'une sensibilité tactile très développée. Chez les *Oligochètes*, cette sensibilité semble une propriété du tégument tout entier, car on n'a pas trouvé d'organe tactile différencié. Les *Polychètes* au contraire sont abondamment pourvus d'organes de ce genre : les palpes et les tentacules céphaliques, les élytres et les cirres des segments jouent bien évidemment ce rôle : ils

sont d'ailleurs riches en cellules sensitives, souvent terminées par des poils rigides. Chez les *Géphyriens*, les lobes céphaliques des *Bonellies* et des *Échiures*, et la couronne tentaculaire des *Inermes* possèdent aussi une sensibilité tactile très nette.

B. Organes olfactifs. — On considère généralement, chez les Polychètes, comme organes olfactifs des régions pourvues de longs cils vibratiles, qu'on rencontre sur les côtés de la tête. Les cellules ciliées de l'épithélium sont en relation par des filets nerveux avec un plexus ganglionnaire qui est lui-même sous la dépendance des ganglions cérébroïdes : il peut même se différencier un ganglion olfactif tout près du cerveau. Il est vraisemblable que ces organes sont homologues à ceux qu'on rencontre chez les Rotifères, les Loxosomes, les Némertes et les Turbellariés.

C. Organes gustatifs. — On trouve chez les Annélides, en divers points du corps, des collines sensitives, formées d'un faisceau de cellules allongées, pourvues de soies, en connexion comme les précédentes avec un plexus ganglionnaire. Ces collines sont généralement enfoncées dans une excavation du tégument, d'où leur nom d'*organes en cupules*. On leur attribue souvent une fonction gustative, car ils abondent au voisinage de la cavité buccale. Mais ils peuvent se trouver dans les points les plus variés du tégument : dans la famille même des *Capitellidés*, leur place varie d'un genre à l'autre (Eisig). Parmi les *Polychètes*, ils ont été signalés chez les *Nephthys* et beaucoup d'autres *Eunicidés*, dans la cavité buccale; les papilles caliciformes décrites par Jourdain dans les élytres de *Polynoé* sont de même nature. Les *Oligochètes* en possèdent aussi un grand nombre à la lèvre supérieure. Chez les *Hirudinées*, ils sont abondants aux deux lèvres. Il est enfin probable que les organes sensoriels qu'on trouve chez les *Géphyriens* en divers points du corps sont homologues aux précédents.

Les *organes latéraux* décrits par Eisig (1) chez les Capitellidés ont une certaine analogie avec les capsules gustatives. Ce sont des cavités s'ouvrant par des fentes transversales; les cellules sensitives, fusiformes, longues et serrées, qui les tapissent, sont terminées par des soies qui sortent à travers la fente. Ces cellules s'appuient, du côté basilaire, sur une couche musculaire qui joue le rôle de muscle rétracteur, et sont en relation avec un plexus nerveux dépendant de nerfs issus de la chaîne ventrale. Ces organes sont disposés par paires sur chaque segment, entre les parapodes dorsaux et ventraux. Ils ont été retrouvés chez le *Polyophthalmus*, les *Amphicténidés*, les *Lombriculidés*. On doit les considérer comme les homologues des cirres des parapodes ventraux; l'on peut même suivre la transformation graduelle dans la famille des *Glycéridés*. Eisig rapproche la ligne latérale des Annélides de celle des Poissons.

(1) M. S. Neapel, t. I, 1879.

D. Organes d'audition. — Les otocystes ne se rencontrent que dans un petit nombre de Polychètes (*Arénicolidés* (1), *Serpulidés*, *Térébellidés*). Ils se trouvent aussi fréquemment chez les larves. Ce sont des vésicules tapissées d'épithélium et contenant un liquide où flottent de nombreuses otolithes. Les otocystes sont au nombre de deux chez l'Arénicole ; ils sont accolés au connectif œso-

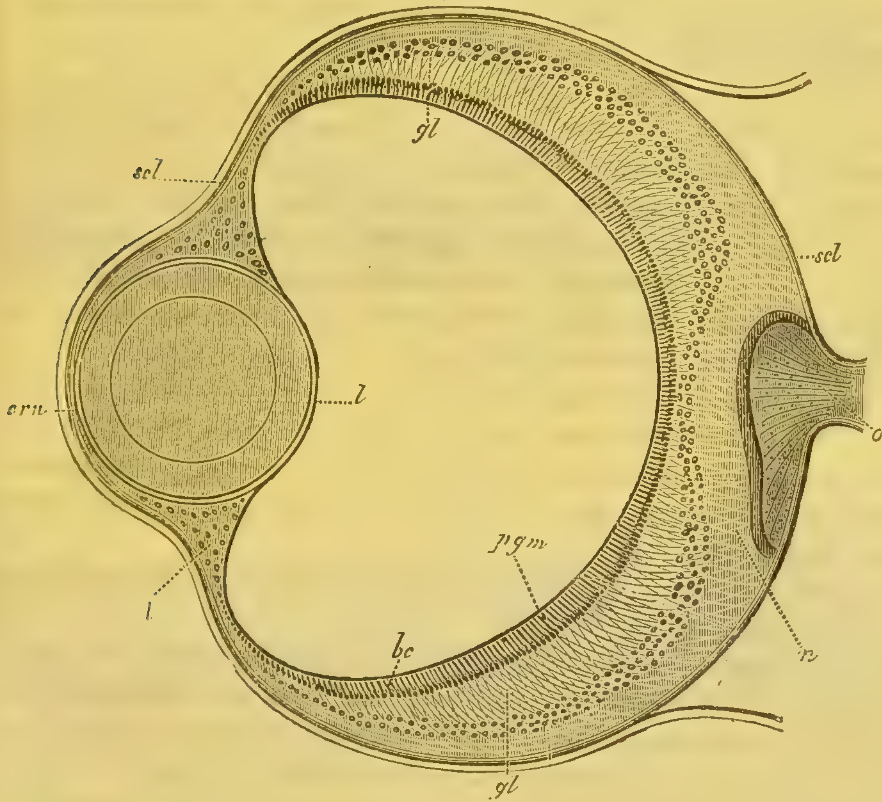


Fig. 299. — Œil de *Nauphanta* (*Alciope*) *velox*. — *scl*, sclérotique ; *crn*, cornée ; *pgm*, gaînes choroïdiennes des bâtonnets rétiniens ; *bc*, couche bacillaire de la rétine ; *gl*, couche ganglionnaire de la rétine ; *o*, nerf optique dont les fibres *n* s'épanouissent pour former la rétine ; *cl*, corps ciliaire ; *l*, cristallin (Greef et Nuhn).

phagien et innervés par le ganglion cérébroïde, comme chez les Mollusques. Partout ailleurs, ils sont situés dans le premier segment thoracique et innervés par le ganglion sous-œsophagien.

E. Organes de vision. — Les Annélides présentent toutes les variations possibles au sujet de la place et de la différenciation des organes de la vision. Les *Oligochètes* en sont dépourvus (sauf les *Naïdiens* qui ont une paire de taches oculaires céphaliques) ; il en est de même de quelques Annélides parasites (*His-*

(1) Jourdain. A. N. H., 5e sér., t. XIV, 1884.

triodrilus), de la plupart des *Tubicoles* et de tous les *Géphyriens.*

La forme la plus simple se rencontre chez quelques Tubicoles (*Capitellidés*). Chez ces animaux il existe un grand nombre d'ocelles sur le lobe céphalique. Ils sont formés de cellules de forme spéciale, dont la portion externe est hyaline et la portion interne pigmentée. Ces éléments, séparés par les cellules fusiformes de l'épithélium, sont en relation avec des filets nerveux et par là avec les cellules du ganglion optique. Une cuticule transparente s'étend sur l'ensemble de l'œil.

L'œil se complique beaucoup plus chez les Annélides pélagiques; il atteint son maximum de différenciation chez les *Alciopidés* (fig. 299). Dans ce groupe, il est formé d'une vésicule close, tapissée d'une couche de cellules très allongées vers le fond de l'œil (couche rétinienne), très aplaties au-dessous de la cornée (couche sous-cornéenne). Un *cristallin* sphérique flotte dans le *corps vitré* qui remplit la cavité, et est relié aux parois par des *corps ciliaires.* La *rétine* est formée de cellules épaisses et longues, présentant trois parties : 1° le corps cellulaire muni d'un noyau ovale, en relation avec un filet nerveux; 2° une partie pigmentée; 3° un bâtonnet hyalin. Cet œil présente la plus grande analogie avec celui des Mollusques et, en particulier, avec celui des Gastéropodes.

Entre ces deux extrêmes, on trouve tous les intermédiaires (*Nereis*, *Eunice*, etc.).

Les organes sensoriels qu'on trouve sur les côtés de chaque segment, du huitième au dix-neuvième, chez le *Polyophthalmus* paraissent se rapporter au même type que les yeux céphaliques des Annélides. On y trouve une cupule dont les parois sont pigmentées, un cristallin, et un corps formé d'éléments prismatiques qui paraît représenter la couche des bâtonnets. Le *Polyophthalmus*, outre ces yeux segmentaires, a encore des yeux céphaliques, mais ceux-ci sont beaucoup moins bien développés.

Les yeux des Polychètes sont ordinairement céphaliques; leur nombre est de une ou deux paires, s'il s'agit d'yeux à l'organisation complexe; mais les ocelles peuvent être très nombreux : ils sont situés sur le lobe céphalique, au point où le lobe optique du cerveau vient au contact de l'épiderme. Par exception à la règle précédente, des yeux peuvent exister au sommet des filaments branchiaux (*Branchiomma*, *Sabella*); nous venons de voir que les *Polyophthalmus* en ont sur chaque segment; il en est de même dans le *Leptochone æsthetica*, enfin les *Fabricia* en ont une paire à l'extrémité postérieure du corps; ces animaux marchent la queue en avant.

ORGANES SENSORIELS SEGMENTAIRES DES HIRUDINÉES. — On aperçoit chez diverses Hirudinées (*Nephelis*, *Hirudo*, *Clepsine*), à la partie antérieure du corps, de deux à dix taches pigmentaires que l'on considère ordinairement comme des yeux. Pour comprendre leur signification morphologique il faut étudier d'abord les organes sensoriels segmentaires de l'*Hirudo*. Dans cet animal on voit, sur l'anneau antérieur de chaque segment, de petites papilles, au nombre de six à huit sur la face dorsale et de six sur la face ventrale (fig. 280). Elles sont alignées de façon à former pour l'ensemble du corps autant de lignes longitudinales. Les coupes ont montré que ces papilles recevaient un filet nerveux, dont les fibres se terminent par de longues cellules sensorielles à la base desquelles est un tout petit ganglion. De chaque côté de ce renflement nerveux sont de grosses cellules creusées d'une vésicule hyaline. Si maintenant l'on examine la position des taches oculiformes céphaliques, on voit que chacune d'elles prend la place d'une des papilles sensorielles précédentes : il existe chez l'*Hirudo* de chaque côté cinq taches disposées en une rangée longitudinale qui continue la deuxième rangée des papilles dorsales (en comptant à partir de la ligne médiane). La structure des organes oculiformes se rapproche beaucoup de celle des papilles ; elle en diffère en ce que l'organe est bien plus allongé ; les filets nerveux suivent, à partir des cellules ganglionnaires, un long trajet entre les grosses cellules claires, bien plus nombreuses, et alignées les unes derrière les autres. Enfin une couche continue de pigment forme une cupule autour de l'organe. Malgré ces différences, les yeux de l'*Hirudo* et les organes sensoriels segmentaires sont morphologiquement homologues. On est embarrassé pour leur attribuer une autre fonction que la fonction visuelle. Mais rien jusqu'ici ne prouve que les Hirudinées soient sensibles aux rayons lumineux.

§ 10. — *Appareil génital.*

Les variations qu'on observe dans l'appareil génital des Annélides sont telles qu'il est difficile d'en donner une idée générale.

Les *Polychètes* et les GÉPHYRIENS ont les sexes séparés; les *Oligochètes* et les HIRUDINÉES sont hermaphrodites. Les deux premiers groupes, sauf dans quelques types exceptionnels, n'ont pas de glandes génitales différenciées, les deux autres au contraire ont des ovaires et des testicules bien délimités. Enfin les conduits excréteurs peuvent être considérés comme appartenant au système des néphridies chez les CHÉTOPODES et les GÉPHYRIENS; ils en paraissent tout à fait indépendants chez les HIRUDINÉES. Dans tous les cas, l'appareil génital dans son ensemble est simple, et présente rarement des glandes accessoires et des organes d'accouplement.

ORGANES GÉNITAUX DES POLYCHÈTES. — Les organes génitaux des Polychètes sont encore loin d'être connus dans tous les types. On sait cependant qu'ils sont presque partout à peine différenciés. Les cellules génitales se forment, en des points d'ailleurs très variables, aux dépens du tissu qui tapisse la cavité générale. Tantôt on en trouve dans tous les segments, tantôt dans des zoonites bien déterminés. La prolifération qui produit le bourgeon génital peut se faire sur la paroi du corps, sur les disse-

piments, sur le vaisseau ventral; elle donne naissance à un bourrelet, à un bourgeon massif ou à un amas de cordons enchevêtrés. Les testicules et les ovaires sont tout à fait semblables sous ce rapport, et ne sont visibles qu'à l'époque de la reproduction. Les éléments sexuels tombent dans la cavité générale et sont évacués au dehors, comme nous l'avons vu, par les néphridies ou par des portions de néphridies plus ou moins différenciées.

Par exception, quelques Polychètes ont les organes génitaux bien différenciés : chez le *Sternaspis*, l'ovaire et le testicule ont la forme d'un sac à quatre branches, qui se continue en arrière par deux canaux débouchant au dehors; les produits sexuels ne tombent donc pas dans la cavité générale. Dans les genres *Saccocirus* (Marion et Bobretzky), *Microphthalmus* (Bobretzky) et *Tomopteris* (Vejdovsky), existent aussi des glandes et des canaux excréteurs rappelant tout à fait ceux des Oligochètes (Vejdovsky). Il est remarquable que ces types exceptionnels soient précisément les plus inférieurs du groupe.

Les œufs sont généralement fécondés au dehors, sauf dans les cas de viviparité (*Cirrhatulus*, *Marphysa sanguinea*, *Syllis vivipara*, etc.), et dans quelques Sabellidés (*Spirorbis*, etc.) où les œufs se développent dans la cavité du tentacule operculigère, transformé en organe d'incubation. Ils sont assez souvent protégés dans leur développement, soit dans des organes d'incubation (élytres des *Polynoé*, sac ventral des *Autolytus*), soit à l'intérieur d'une substance gélatineuse (*Phyllodoce*, *Ophelia*).

Organes génitaux des Géphyriens. — La reproduction sexuée chez les *Géphyriens* se fait comme chez les Polychètes : les cellules sexuelles se développent aux dépens du revêtement de la paroi du corps et tombent dans la cavité générale. Elles sont portées au dehors par les organes segmentaires. Chez l'*Echiure* et la *Bonellie* femelle, les amas de cellules reproductrices se trouvent à l'extrémité du cul-de-sac du vaisseau ventral. Il y a, nous l'avons vu, deux paires de canaux excréteurs chez l'Échiure et un seul canal impair (utérus, organe segmentaire) chez la Bonellie.

La Bonellie nous offre un cas de dimorphisme sexuel remarquable et tout à fait unique dans le groupe. Les indications que nous avons données jusqu'ici s'appliquent à la femelle. Le mâle, pareil à une Planaire, est fort petit (1 à 5 millim.) et vit en parasite sur la femelle. Dès la période larvaire, il s'attache à la trompe, et pénètre dans la bouche. Devenu adulte, il émigre dans la chambre inférieure de l'utérus, où il se fixe par deux crochets antérieurs ventraux. L'organisation interne est par là même simplifiée. Le tube digestif se termine en cul-de-sac à ses deux

extrémités. Les sacs anaux de la femelle se retrouvent, légèrement modifiés, comme organes excréteurs.

Les spermatoblastes se forment de bonne heure dans la larve; on les trouve chez l'adulte épars dans le tissu conjonctif. Arrivés à maturité, les spermatozoïdes se rassemblent dans une poche volumineuse, s'ouvrant dans la cavité générale par un entonnoir vibratile et au dehors par un canal étroit débouchant au pôle antérieur du corps (Vejdovsky).

Les produits génitaux des *Siponculidés* se forment à la base des muscles rétracteurs ventraux de la trompe (Vogt). Chez les *Priapulidés* les glandes anales, qui pendant le jeune âge jouent exclusivement un rôle excréteur, produisent plus tard les éléments sexuels et les expulsent au dehors.

Organes génitaux des oligochètes. — Nous avons vu que les *Oligochètes* sont hermaphrodites. Nous devons examiner successivement l'appareil mâle et l'appareil femelle.

1° *Appareil mâle.* — L'appareil mâle est bien plus parfait que dans les deux groupes précédents.

Chez les *Limicoles*, la disposition est encore très simple, particulièrement chez les *Chætogaster*. Les œufs et cellules spermatiques sont produites par deux testicules, placés très en avant. Ils tombent dans la cavité générale, y arrivent à maturité, et sont alors conduites au dehors par deux spermiductes munis d'un pavillon vibratile.

Dans les *Naïdidés*, les *Enchytræidés*, et les *Tubificidés*, le type reste le même; mais les spermatoblastes, au lieu de mûrir dans la cavité générale, se développent dans une poche impaire spéciale, la *vésicule séminale*, communiquant avec le cœlome. Ces vésicules séminales existent dans tous les autres Oligochètes, où, avant Ihering, on les avait considérées comme des testicules.

Chez la plupart des *Lombriculidés*, apparaît une seconde paire de testicules; elle va persister dans tous les Lombriciens terrestres, où les testicules occupent les 10e et 11e anneaux. Dans ce cas, il existe aussi deux paires de pavillons vibratiles, (Pl. III A, *pd*) placés soit dans le même anneau que le testicule correspondant, soit dans l'anneau antérieur (*Pontodrilus*). Les canaux déférents (*cd*) qui font suite à ces pavillons peuvent, aussi bien chez les Lombriculidés que chez les Lombriciens terrestres, affecter entre eux des rapports divers. Ou bien ils débouchent séparément (*Acanthodilus*), ou bien les deux conduits d'un même côté s'unissent en un canal commun qui, chez le Lombric, débouche dans le 15e anneau (♂) (*Ocnerodrilus*, Lombricidés), ou enfin les quatre canaux déférents débouchent dans un atrium commun; il existe

alors un seul orifice génital. C'est le cas de la plupart des *Lombriculidés* (*Phreatothrix*, etc.).

Les vésicules séminales sont paires dans les Oligochètes terrestres. Mais, dans quelques types, elles se montrent comme des diverticules d'une poche médiane (*capsule séminale*). Quand cette poche existe, c'est à son intérieur que s'ouvrent les pavillons vibratiles. L'origine impaire de l'organe est ainsi démontrée. Chez le Lombric, il existe trois paires de semblables vésicules (*vs*). Les deux premières paires, en relation avec les dissépiments qui terminent les anneaux 9 et 10, communiquent avec un atrium commun placé dans le 10e segment; les vésicules de la dernière paire s'unissent de leur côté dans le 11e segment.

Le degré extrême de complication est atteint chez le *Pontodrilus* et le *Perichæta*, où il existe un appareil copulateur volumineux accompagné d'une glande appelée prostate.

Par exception il semble exister trois paires de testicules chez *Eudrilus* et dans quelques Lombrics américains. Mais il y aurait lieu de voir s'il n'y a pas eu confusion avec les vésicules séminales. Par contre, les *Titanus* et les *Urochæta* n'ont qu'une paire de testicules.

L'homologie des canaux déférents avec les néphridies a été longtemps débattue. On admet aujourd'hui que ces canaux correspondent à des néphridies supplémentaires : en effet, chez les Lombrics, les néphridies normales subsistent à côté des conduits génitaux à l'état adulte, et chez les autres Oligochètes il en est de même dans le jeune âge.

2° *Appareil femelle.* — L'appareil femelle présente deux ovaires très peu volumineux, situés, chez le Lombric, dans le 13e segment (Pl. III A, *ov*). Les œufs se développent ordinairement dans les ovaires, et tombent ensuite dans la cavité générale; mais parfois l'ovaire se fragmente, et, dans chacun des groupes ainsi formés, une seule cellule arrive à maturité. De la cavité générale, les œufs sont pris par des *trompes* (*od*), qui s'ouvrent dans le dissépiment qui suit l'anneau où sont les testicules ; à ces trompes font suite de courts oviductes qui débouchent au dehors par de très petits orifices. Chez les Limicoles inférieurs on n'a pas trouvé d'oviductes et on ne sait comment se fait l'expulsion des œufs.

On adjoint généralement à l'appareil femelle deux paires de *poches copulatrices* ou *réceptacles séminaux* (*pc*), situées dans le 9e et le 10e segment chez le Lombric ; elles s'ouvrent à l'extérieur par une petite papille, visible seulement à l'époque de la reproduction et ne communiquent pas avec la cavité générale. Au moment

de l'accouplement elles sont remplies de cellules spermatiques à tous les états de développement; cela fait supposer que le sperme qu'on y trouve est fourni par l'animal avec lequel a lieu l'accouplement et qu'il est destiné à féconder les œufs de celui où on le trouve : on considère par suite ces poches comme des dépendances de l'appareil femelle.

3° *Accouplement.* — Chez tous les Oligochètes (sauf le *Moniligaster*) le tégument présente une région différenciée, légèrement renflée, qu'on appelle *clitellum* ou ceinture. Dans cette région existent de nombreux vaisseaux et des glandes cutanées disposées de manière à former des piliers prismatiques (Claparède). Pendant l'accouplement, les glandes sécrètent en abondance un liquide qui durcit à l'air et enveloppe les deux animaux accouplés par un anneau commun. Les spermatozoïdes s'agitent dans l'espace limité par cet anneau et pénètrent dans les poches copulatrices. La position de la ceinture par rapport aux orifices génitaux donne de bons caractères pour la classification des Lombriciens terrestres (E. Perrier). Dans le groupe des *Anteclitelliens* qui comprend tous les Lombriciens d'Europe, l'orifice mâle est en avant de la ceinture. Il est sur la ceinture même chez les *Intraclitelliens* (Lombriciens de l'Amérique du

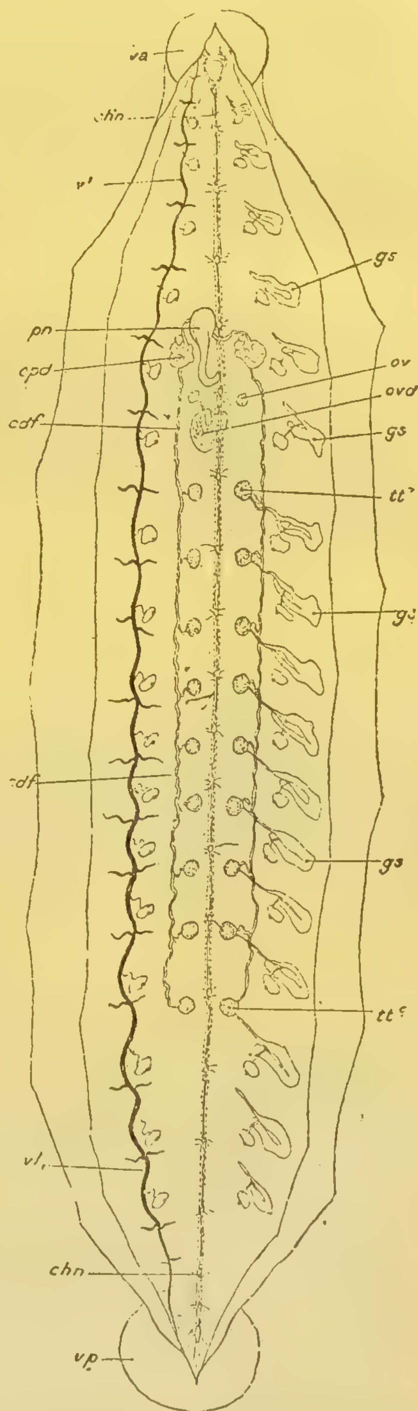


Fig. 300. — Plan général de l'anatomie d'*Hirudo medicinalis*, le tube digestif étant enlevé. — *va*, ventouse antérieure ; *vp*, ventouse postérieure; *chn*, chaîne nerveuse; *vl*, vaisseau latéral; *gs*, organe segmentaire ; $tt^1 \dots tt^9$, les neuf testicules; *cdf*, canal déférent; *epd*, épididyme; *pn*, pénis; *ov*, ovaire; *ovd*, oviducte.

Sud, *Eudrilus*, *Urochæta*); enfin chez les *Postclitelliens* les orifices sont après la ceinture (*Pontodrilus*, *Perichæta*, *Acanthodrilus*).

Le *Moniligaster* de Madagascar ne paraît pas avoir de clitellum (*Aclitelliens*).

ORGANES GÉNITAUX DES SANGSUES. — Les *Hirudinées* sont également hermaphrodites. L'*appareil mâle* présente partout la même disposition (fig. 300). Les testicules (*tt*) sont disposés par paires dans chaque segment, entre les diverticules du tube digestif. Un court canal part de chacun d'eux, se dirige vers l'extérieur, et aboutit à un conduit longitudinal *cdf* (canal déférent). Les deux canaux déférents se réunissent sur la ligne ventrale, après s'être parfois enroulés d'une manière compliquée (fig. 301, *epd*) et débouchent par une ouverture commune. Les parois de celles-ci se prolongent en un *pénis* musculeux (*pn*), réduit à un bouton chez *Nephelis*, *Trochæta*. Le nombre des testicules varie beaucoup. On en trouve 1 paire chez la *Branchiobdelle*, 5 chez le *Branchellion*, 6 chez la *Piscicole*, 8 chez l'*Hæmopis*, 9 chez l'*Hirudo*, 12 chez l'*Aulastomum*. Le nombre s'accroît parfois beaucoup, probablement par la séparation en lobes des testicules primordiaux (*Nephelis*).

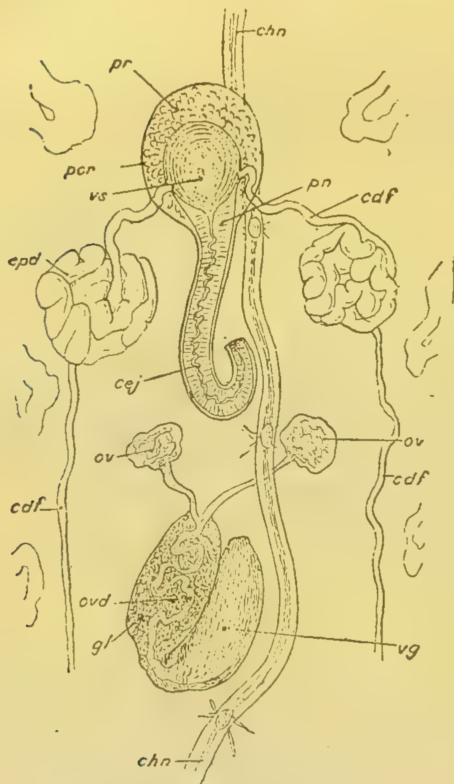


Fig. 301. — Portion centrale de l'appareil génital de la Sangsue. — *chn*, chaîne nerveuse ; *cdf*, canal déférent; *epd*, épididyme; *vs*, vésicule séminale ; *pr*, prostate ; *pcr*, gaîne du pénis ; *cej*, canal éjaculateur ; *pn*, pénis; *ov*, ovaires ; *ovd*, oviducte ; *gl*, glande à albumine ; *vg*, vagin.

Des glandes accessoires (prostates) se rencontrent souvent près du pénis (fig. 301, *pr*) : chez l'*Hirudo* ce sont des glandes unicellulaires débouchant par un canal unique; le liquide qu'elles sécrètent entoure les spermatozoïdes, et, en durcissant, forme des spermatophores.

L'*appareil femelle* est aussi constant que l'appareil mâle (fig. 301). Il se compose de deux ovaires (*ov*), très allongés chez les *Rhynchobdellidés*, globuleux chez les autres, débouchant par deux ovi-

ductes dans un canal unique (*ovd*) dont les parois fonctionnent comme glande de l'albumine (*gl*). L'extrémité de ce canal se dilate en un sac formant vagin (*vg*) chez les Gnathobdellidés. L'accouplement est direct et réciproque. Les spermatophores s'ouvrent dans le vagin aussitôt après leur évacuation. Les glandes cutanées des anneaux avoisinant les orifices génitaux (*clitellum*, fig. 280) sécrètent une grande quantité de mucus qui se solidifie ; il se forme ainsi une ceinture durcissant à l'air, et enveloppant à la fois l'animal et les œufs. La sangsue en s'étirant sort de cette enveloppe, qui prend alors la forme d'un manchon ; mais les orifices des deux extrémités sont bientôt comblés par le durcissement des parties sous-jacentes : c'est par ces clapets que sortiront les jeunes. Les *cocons* ainsi formés sont abandonnés sur les pierres ou les feuilles, ou sur le Poisson dont la sangsue est parasite. Chez la *Clepsine* ils se développent dans une gouttière ventrale de la mère.

§ 11. — *Reproduction asexuée des Chétopodes.*

L'indépendance relative des divers segments chez les Chétopodes a pour conséquence la faculté qu'ont ces animaux de se reproduire par scissiparité. Le mécanisme de ce mode de reproduction se ramène à celui de l'accroissement pur et simple de l'animal. Chez tous les Vers annelés, tant que l'animal n'a pas atteint une taille déterminée, le dernier segment produit par bourgeonnement, en avant de lui, de nouveaux segments qui ne tardent pas à se séparer des zoonites voisins par des dissépiments. C'est là un phénomène fondamental et général.

Le cas le plus simple est celui des Oligochètes limicoles. La *Dero* s'accroît par bourgeonnement du dernier segment. Quand elle a acquis un certain nombre de segments (40 à 60), deux segments adjacents se mettent à bourgeonner à leur tour, l'un en avant du dissépiment qui les sépare, l'autre en arrière. Le dernier des segments formés en avant du dissépiment se différencie de façon à constituer un nouveau pavillon anal ; le premier de ceux qui suivent s'organise en tête ; l'animal se coupe entre les deux, et on a deux *Dero* complètes (Edm. Perrier). Fréquemment le bourgeonnement se fait assez rapidement pour que plusieurs individus restent associés en chaîne, et ne se séparent qu'après avoir bourgeonné à leur tour. C'est ce qui a lieu constamment chez la *Naïs proboscidea* (fig. 302 B), où se constitue une série de plusieurs individus associés bout à bout. Chez le *Chætogaster*, on peut avoir des chaînes de 12 à 16 individus de 4 anneaux chacun. Enfin, chez le *Ctenodrilus pardalis*, chaque segment (sauf les

premiers) est capable de bourgeonner et de donner un individu nouveau.

Des faits identiques se retrouvent chez les Polychètes, parmi les Serpulidés et les Syllidés. Chez les *Myrianides*, on rencontre souvent des chaînes de plusieurs individus, tous pourvus d'une tête, et dont le dernier est le plus âgé.

Un cas particulièrement intéressant est celui de la *Syllis ramosa*, parasite des Éponges, qui forme des colonies ramifiées,

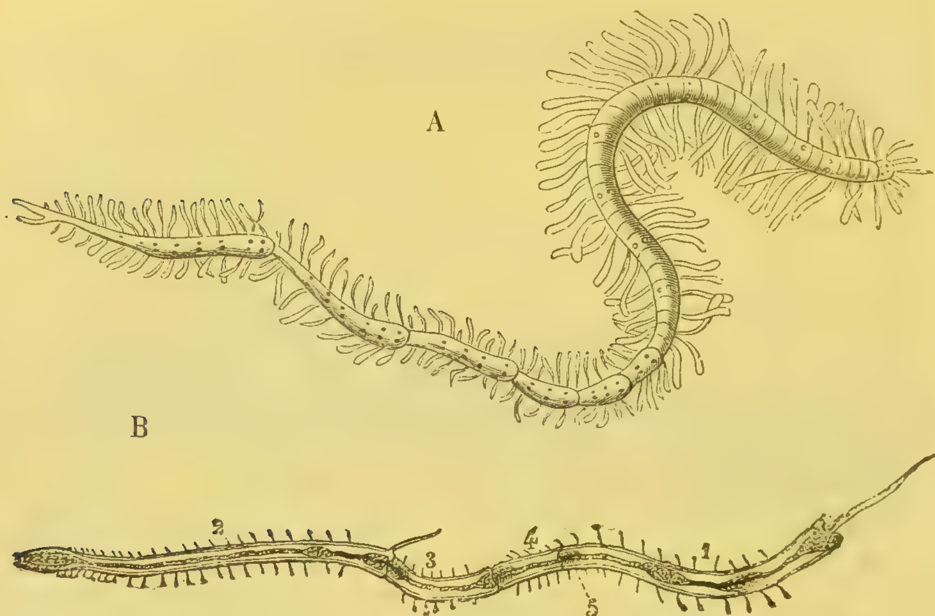


Fig. 392. — Reproduction asexuée chez les Chétopodes. — A, *Myrianida fasciata*, en chaîne de sept individus. — B, *Naïs proboscidea*, en chaîne de quatre individus, 1, 2, 3, 4; 5, point où va se former un nouvel individu.

remarquable retour à la disposition propre aux Phytozoaires chez un animal réduit à l'immobilité.

Mais souvent, chez les *Polychètes*, le fait de la scissiparité se complique par une différence remarquable entre l'individu primitif et l'individu nouvellement formé. Le premier est asexué, le second au contraire porte des œufs ou des spermatozoïdes. On a encore voulu voir là un cas de cette mystérieuse alternance de générations, dont nous avons vu de si remarquables exemples dans les Cœlentérés. Les recherches de Malmgren, de Quatrefages, Ehlers, Ljungmann, Claparède, Milne-Edwards, Viguier, etc., ont beaucoup éclairci la question et ramené tous ces faits à de simples phénomènes de bourgeonnement.

Nous pouvons établir une série où les phénomènes vont se produire dans un ordre de complication graduelle.

Le cas le plus simple est celui du *Clistomatus* (Capitellidé). La partie postérieure du corps, qui contient les organes génitaux, se détache périodiquement à la maturité ; elle peut même grandir et se diviser chez l'*Haplosyllis spongicola*. La portion qui se détache ainsi au moment de la maturité sexuelle est différenciée : les soies se sont allongées et multipliées considérablement. Chez la *Protula*, cette même portion est pourvue d'une tête, elle devient un individu, semblable du reste à l'individu antérieur, mais seul pourvu d'organes reproducteurs. Dans le genre *Autolytus*, au contraire, se manifeste un dimorphisme remarquable ; l'individu sexué est très différent de l'individu asexué ; il est pourvu d'organes locomoteurs qui le rendent très agile, tandis que l'Autolyte asexué est tout à fait sédentaire. Quand il a atteint un complet développement, il secoue fortement la partie antérieure pour s'en détacher et mène une vie indépendante.

Enfin chez les *Nereis* (fig. 303), le phénomène est encore plus remarquable. Au moment de la maturité sexuelle, il semble se former à la partie postérieure un individu entièrement différent. Son corps présente des franges très longues. Au-dessus des parapodes, se développent des lames membraneuses portant de longues soies, s'élargissant à leur extrémité en une large palette ; tous ces appendices font de cet individu postérieur un être essentiellement nageur. Mais il ne se forme pas de tête ; les deux individus ne se séparent pas, et le premier est entraîné par l'individu sexué à la vie pélagique. Lui-même d'ailleurs, pour obéir à ce changement de vie, subit de légères modifications ; ses yeux s'agrandissent, sa tête s'élargit, son appareil vasculaire devient plus riche ; mais il reste toujours fort différent de l'individu postérieur.

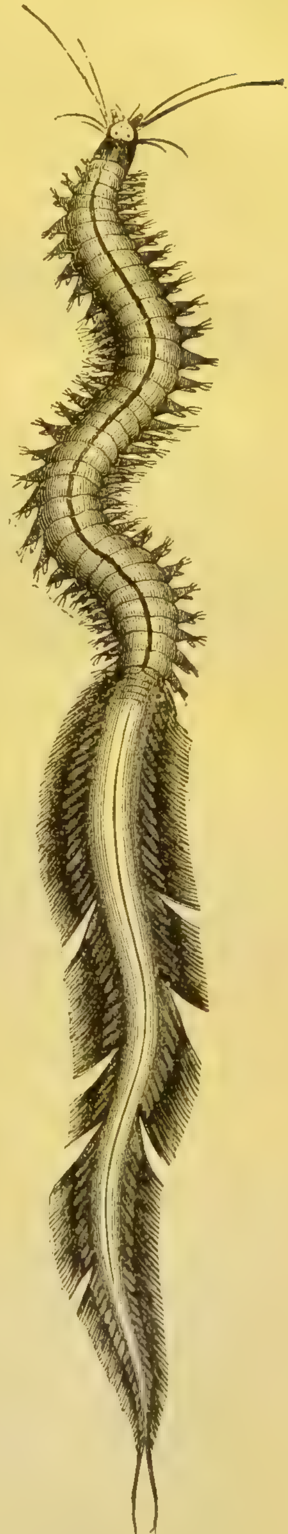


Fig. 303. — *Heteronereis Schmardæ*. La portion postérieure est seule sexuée (DE QUATREFAGES).

Le fait principal que ces phénomènes met-

tent en lumière, c'est l'indépendance de chaque segment, chez les Chétopodes, et l'aptitude de chacun à reproduire, par bourgeonnement, d'autres segments. Cette propriété est dévolue d'ordinaire au segment postérieur; mais dans des types variés elle appartient aussi aux divers segments du corps.

Si l'on coupe la portion postérieure du corps d'un Lombric, le dernier des segments restants prendra à son tour la faculté de bourgeonner. Le phénomène de reproduction asexuée ne diffère donc en rien de l'accroissement pur et simple de l'animal : on trouve toutes les transitions entre les cas où la portion postérieure forme un individu distinct et ceux où elle se constitue simplement comme une portion du corps. L'individualité du segment n'est pas complètement annihilée par celle de l'animal considéré dans son ensemble; la solidarisation des zoonites est encore mal réalisée. On peut donc regarder les Chétopodes comme l'un des types les plus parfaits des *colonies linéaires*.

APPENDICE AUX ANNÉLIDES. — MYZOSTOMIDÉS.

Les Myzostomidés ne comprennent que deux genres : le plus important est le genre *Myzostomum*, découvert en 1827 par Leuckart sur les Comatules, où ils vivent en parasites. On en a décrit depuis une soixantaine d'espèces vivant sur divers Crinoïdes.

Un autre genre, *Stelechopus*, a été trouvé par von Graff sur l'*Hyocrinus*. La position systématique des Myzostomes a été longtemps incertaine; mais le développement (1) montre que ce sont de véritables Chétopodes, modifiés par le parasitisme. La larve est semblable à une trochosphère, présentant deux bandes ciliées : l'une postorale, l'autre préanale.

Le corps (fig. 304), discoïde et non segmenté, est couvert de cils vibratiles, qui se disposent par plages sur les deux faces.

Sur la face ventrale, se trouvent 4 paires de poches également ciliées et considérées jadis comme des ventouses (V). Peut-être faut-il y voir les organes segmentaires que l'anatomie ne révèle pas à l'intérieur du corps. Ces poches se trouvent disposées entre les parapodes (P), qui sont au nombre de 5 paires, et dont chacun se termine par une soie en crochet, près de laquelle se trouvent des soies de remplacement.

Sur les bords du corps, se trouvent des cirres (C), parfois réduits à de courts mamelons, tantôt au nombre de 20, tantôt en bien

(1) Beard. M. S. Neapel, t. V, 1884.

plus grand nombre. Ce sont très probablement des organes tactiles, terminés par des touffes de soies sensorielles.

Ils manquent chez le *Stelechopus*, ainsi que les poches ciliées.

Le *tube digestif* débute par une trompe musculaire protractile (P*h*); à sa suite, un œsophage, également musculeux, conduit dans

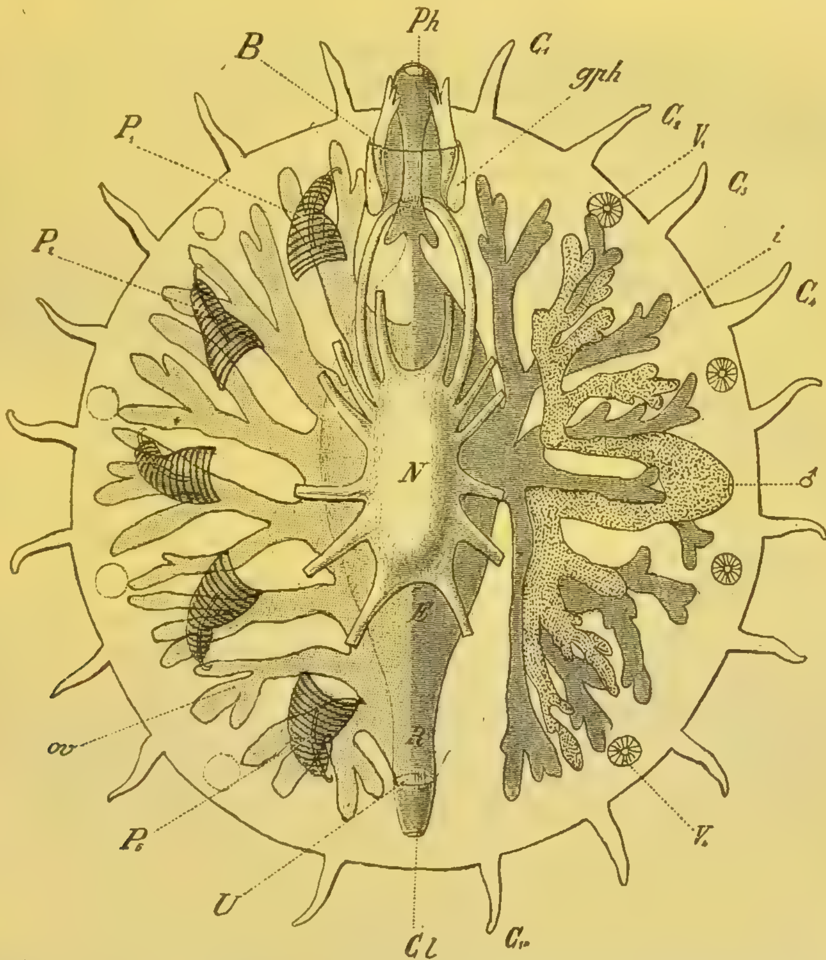


Fig. 304. — Schéma de l'organisation générale d'un *Myzostomum* (vu par la face ventrale). — B, bouche ; P*h*, pharynx protractile à demi sorti de sa gaîne, *gph ;* E, estomac ; *i*, branches intestinales ; R, rectum ; *cl*, cloaque ; *ov*, ovaire ; U, orifice de l'utérus dans le rectum ; T, testicule ; ♂, orifice génital mâle ; G^1,.....G^{10}, les dix cirres ; P^1,.....P^5, les cinq parapodes munis de soies crochues ; V^1, organes segmentaires (?), considérés autrefois comme des ventouses ; N, masse nerveuse sous-œsophagienne (VON GRAFF).

l'estomac, de chaque côté duquel naissent trois grands cæcums qui se ramifient dans tout le corps. Ils manquent chez le *Stelechopus*. L'intestin est droit et se termine par un anus ventral.

Le *système nerveux* ne se compose que d'un ganglion sous-œsophagien (N), donnant naissance à 6 paires de nerfs, et à 2 connectifs qui se réunissent au-dessus de l'œsophage sans présenter de ganglion cérébroïde.

Les Myzostomes sont hermaphrodites, sauf certaines espèces qui sont dioïques, mais se rattachent aux précédentes par d'autres où les testicules sont rudimentaires.

Les testicules (T) sont pairs, ils ont la forme de sacs ramifiés, qui débouchent au dehors au niveau de la troisième paire de parapodes (♂).

Les ovaires, d'après Nansen, seraient développés sur les parois du cœlome. Celui-ci est comblé partiellement par du tissu conjonctif qui ne laisse libres que quelques cæcums diversement ramifiés, et qui fonctionnent comme cavités ovariques.

Les œufs s'échappent par un oviducte médian, et deux oviductes accessoires latéraux qui tous les trois débouchent dans le rectum.

Des mâles complémentaires ont été décrits par Nansen, dans divers types (*M. glabrum*, *giganteum*, *gigas*, *Carpenteri*). Ils ont la structure des individus hermaphrodites, avec leurs trois oviductes, mais les ovaires sont remplacés par des follicules testiculaires.

BRACHIOPODES.

DÉFINITION. — On désigne sous le nom de *Brachiopodes* un groupe d'animaux, qui présentent au premier abord avec les Acéphales Lamellibranches une ressemblance extérieure assez grande. Ils sont renfermés dans une coquille bivalve, doublée intérieurement par un manteau également à deux lobes. Des deux côtés de la bouche, se trouvent placés deux longs bras enroulés en spirale, qui sont tellement caractéristiques du groupe, que Cuvier a appelé d'abord ces animaux *Acéphales Brachiopodes*, et qu'on les nomme aujourd'hui simplement *Brachiopodes*.

C'est parmi les Mollusques, mais dans une classe distincte, que Gegenbaur les range dans son *Manuel d'anatomie comparée*.

Milne-Edwards les en sépara définitivement, et les rapprocha des Bryozoaires, mais il exprima les rapports de ces êtres avec les Mollusques en les appelant *Molluscoïdes*.

Aujourd'hui les nouvelles recherches anatomiques, et surtout les données de l'embryogénie ont montré que les Brachiopodes n'ont avec les Mollusques que des rapports de parenté éloignée. Ils se rapprochent bien davantage du groupe des Annélides, et on doit les considérer comme une simple classe de cet embranchement, présentant des rapports étroits avec les Bryozoaires.

TEST DES BRACHIOPODES. — Les Brachiopodes sont toujours enfermés dans une coquille bivalve (fig. 305), mais différant à tous égards de celle des Lamellibranches. Tandis que, chez ces derniers, le plan de symétrie coïncide avec le plan de séparation des

valves, il lui est perpendiculaire chez les Brachiopodes. Chacune des valves est ainsi symétrique par rapport à un plan. Les deux valves sont inégales. L'une, plus grande, plus bombée, se recourbe en crochet saillant, au-dessus de la petite valve qui est beaucoup plus plate.

Une grande difficulté se présente relativement à l'orientation de l'animal. On ne peut parler de partie postérieure et antérieure, de face ventrale et de face dorsale, d'après la définition même de ces termes, que pour un animal non fixé et mobile, ou tout au moins dont le plan d'organisation se rapproche de celui d'animaux libres. Ainsi nous pourrons orienter les Lamellibranches en les comparant aux Gastéropodes.

D'autres fois, c'est par comparaison avec une larve libre, que s'établit l'orientation d'un animal; ces deux procédés se ramènent d'ailleurs l'un à l'autre, la larve reproduisant souvent les caractères d'animaux libres voisins.

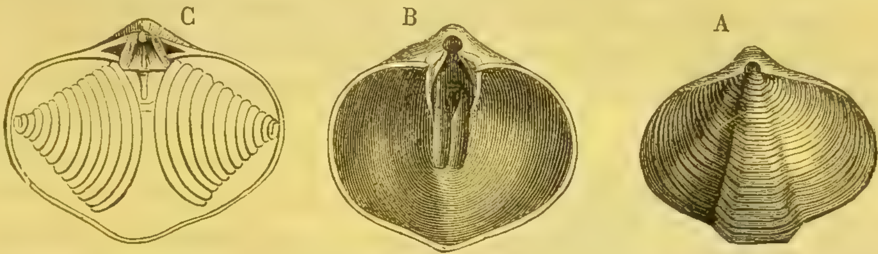


Fig. 305. — *Spirigera concretica*. — A, vue d'ensemble; B, grande valve ou valve ventrale; C, petite valve ou valve dorsale.

Mais ici, comme nous le verrons plus tard, l'organisation est tellement éloignée de celle des Vers, qui sont les animaux libres les plus voisins, et la larve est si peu différenciée, qu'il est difficile de distinguer l'orientation morphologique.

Aussi les divers auteurs ont-ils désigné sous les noms les plus divers les deux valves des Brachiopodes. Avec Hancock, nous appellerons la grande valve, *valve ventrale*, et la petite valve, *valve dorsale*, à cause de la disposition du système nerveux (1).

Quoi qu'il en soit, les coquilles des Brachiopodes peuvent présenter deux types différents, caractérisant chacun une classe du groupe.

Tandis que, chez les *Écardines* ou *Inarticulés*, les deux valves sont entièrement indépendantes l'une de l'autre, elles sont au contraire, chez les Brachiopodes *Articulés* ou *Testicardines*, unies

(1) La grande valve a aussi successivement reçu les noms de *valve inférieure, supérieure, postérieure, génitale, dentifère*, et même (von Buch, Quenstedt) *dorsale*, la petite portant alors ceux de *valve supérieure, inférieure, antérieure, hépatique, glénoïde, brachifère, apophysaire, plane*.

l'une à l'autre par une charnière toujours voisine du crochet de la grande valve.

A cet effet la valve dorsale se prolonge à son bord postérieur, le *bord cardinal*, en un *processus cardinal* qui pénètre au-dessous du crochet à l'intérieur de la grande valve. C'est sur les côtés de ce processus que se trouvent les *dents cardinales*, qui s'engagent dans deux cavités glénoïdes de l'autre valve, et servent de pivots au mouvement. A l'exception des Lingules et des Discines, qui sont cornées, les coquilles des Brachiopodes sont toujours calcaires. Elles peuvent présenter les ornements les plus divers, être lisses, ridées ou épineuses. Souvent même, l'une des valves montre des dépressions, ou *sinus*, auxquelles correspondent sur l'autre valve des plis saillants.

Dans le cas le plus général, l'animal est porté par un pédoncule musculaire qui s'insère au fond de la valve ventrale. Il pénètre dans l'intérieur du test par un sillon creusé dans le bec de cette dernière valve. Ce sillon est généralement converti en orifice complet par un appareil spécial, le *deltidium*, formé de deux petites plaques calcaires triangulaires, affectant des rapports variables avec l'orifice pédonculaire. Tantôt, en effet, elles vont de l'orifice au bord cardinal, tantôt elles se prolongent derrière l'orifice, qui se trouve alors limité de toutes parts par ces plaques ; tantôt enfin, elles se fusionnent en une seule plaque, de sorte que l'orifice semble entièrement creusé dans la valve elle-même (*Rhynchonellidés*).

Dans les Lingules, le pédoncule passe entre les deux valves, sans intéresser aucune d'elles; aussi ces dernières sont-elles à peu près identiques.

Le pédoncule disparaît dans un grand nombre de genres, et l'ouverture se ferme alors, soit par disparition pure et simple (*Crania*, *Productus*, *Thecidium*), soit par formation d'une plaque calcaire, le *pseudo-deltidium* (Spirifer). Dans ce cas, l'animal est libre ou attaché aux pierres par le dos de sa grande valve (Cranie, Thécidie).

Structure du test. — Le test a une structure très différente de celui des Lamellibranches.

On peut y distinguer trois couches successives :

1° Une couche principale, formée par des prismes calcaires mêlés de conchyoline, obliques par rapport à la surface du test. Cette couche est adhérente au manteau, et de nombreux prolongements, émanant de ce dernier, pénètrent normalement dans des tubes creusés au milieu de sa substance, pour se terminer à sa limite externe (fig. 307, *c*);

2° Au-dessus de cette couche, s'en trouve une autre formée de lamelles calcaires très rapprochées, donnant au test un aspect fibreux. Cette couche est interrompue au niveau des tubes, où elle est remplacée par de la conchyoline ;

3° Enfin, tout à fait extérieurement, se trouve une couche cuticulaire extrêmement mince, le *periostracum*.

Elle s'amincit encore en maints endroits, surtout au-dessus des tubes, formant ainsi un dessin réticulé à mailles inégales. Cette disposition permet peut-être une osmose de l'extérieur vers les tubes palléaux, qui rempliraient alors un rôle dans la respiration.

Cette structure se modifie chez les *Inarticulés*. La coquille cornée des Lingules et des Discines est formée de couches alternativement calcaires et cornées, dépourvues de structure. La coquille calcaire des Cranies est formée d'une seule couche au-dessous du périostracum ; elle est presque entièrement calcaire.

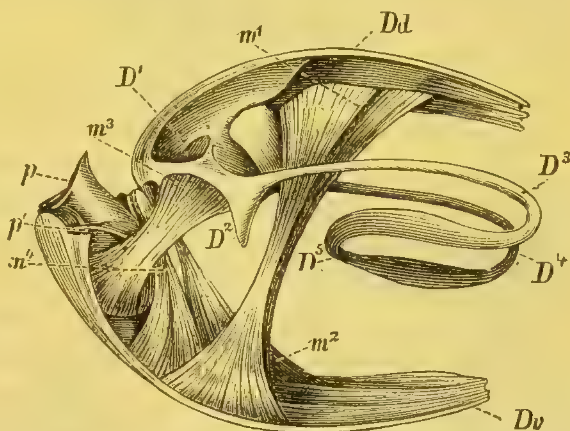


Fig. 306. — Appareil apophysaire et muscles de *Waldheimia australis*. — D*d*, valve dorsale ; D*v*, valve ventrale ; D^1, origine des apophyses ; D^2, processus apophysaire ; D^3, D^4, apophyses ; D^5, union des deux apophyses. — m^1, m. occluseurs ; m^2, m. divaricateurs ; m^3, m. ajusteurs dorsaux ; m^4, m. ajusteurs ventraux ; *p*, pédoncule ; *p'*, muscle pédonculaire (Hancock).

Muscles (fig. 306). — La coquille ne présente pas, comme chez les Lamellibranches, de ligament élastique destiné à ouvrir les valves. Cet office est rempli par des muscles spéciaux. On distingue dès lors quatre espèces de muscles attachés à la coquille :

1° Le muscle *pédonculaire* (*p*), occupant toute l'étendue du pédoncule. Par son extrémité interne, il s'insère sur la valve ventrale ; extérieurement, il est protégé par un revêtement corné. Il résulte de son mode d'insertion que la valve ventrale est tournée vers le haut ; de là le nom de supérieure qu'on lui donne parfois. Lorsque le muscle pédonculaire se contracte, il dresse la coquille sur le pédoncule et rapproche l'animal de son point d'insertion.

2° Les muscles *ajusteurs* (m^3, m^4), s'insérant d'une part sur le pédoncule, d'autre part sur chacune des valves. Ils meuvent la coquille par rapport au pédoncule. Antagonistes l'un de l'autre, le muscle dorsal relève la coquille, le ventral l'abaisse.

3° Les muscles *occluseurs* (m_1), fermant la coquille, s'insèrent

d'une part sur la valve ventrale et de l'autre près du milieu de la valve dorsale.

4° Enfin les muscles *divaricateurs* ou *abducteurs* (m_2) s'insèrent tout à fait au bord postérieur de la valve dorsale, sur le processus cardinal, par conséquent en arrière de la ligne qui joint les deux dents de la charnière. Il y a donc ainsi un levier du premier genre, et la coquille s'ouvre par un mouvement de bascule.

Ces divers muscles se retrouvent chez les *Lingules* et les *Discines* parmi les *Brachiopodes Inarticulés;* mais leur effet est bien plus restreint. Pour le muscle divaricateur notamment, il est placé tout à fait à la partie postérieure, et la coquille s'ouvre en prenant un point d'appui sur le liquide de la cavité générale.

Dans la *Cranie*, les muscles sont pour la plupart supprimés, les occluseurs existent seuls, et l'écartement des valves, qui ne dépasse pas 1 ou 2 millimètres, est dû au relâchement des muscles occluseurs et au déplacement du liquide du corps sous l'influence des muscles tégumentaires.

Enfin dans les espèces sessiles, les muscles relatifs aux pédoncules disparaissent, et l'appareil musculaire, réduit aux occluseurs et aux abducteurs, se simplifie notablement.

La disposition des muscles est d'ailleurs assez variable avec les genres ; elle n'est pas toujours parfaitement connue, surtout chez les espèces fossiles, où les insertions musculaires sur les valves sont parfois difficiles à voir. On peut dire d'une manière générale que les insertions musculaires sont bien plus concentrées chez les Articulés, tandis que chez les Inarticulés on observe une tendance à l'arrangement en cercle sur le bord de la coquille. Ceci est en rapport avec l'absence de charnière, et la nécessité pour des muscles glisseurs d'être très obliques.

Manteau. — La coquille est intimement liée au manteau, grâce aux prolongements dont celui-ci la pénètre. Aussi est-on forcé pour la dissection de la dissoudre dans un liquide acidulé. L'animal ainsi débarrassé de la coquille présente une symétrie bilatérale complète, par rapport à un plan coupant les deux lobes du manteau.

Ces derniers sont couverts de villosités, parfois ramifiées ; ce sont elles qui remplissent les tubes que nous avons décrits dans la coquille (fig. 207, *c*). Le manteau est formé par deux lames, qui se séparent en certains points pour former ici des sinus sanguins (*d*, *e*), là des cavités contenant les organes génitaux.

Sa face externe est limitée par une couche de cellules ciliées, et sa couche fondamentale est un tissu conjonctif, de consistance cartilagineuse, qui se continue sur toute la paroi du corps.

Sur son bord épaissi, se trouvent de longues soies (p), disposées par groupes, ou en revêtement continu. Ces soies, qui ne manquent que dans l'*Argiope* et la *Thécidie*, sont sécrétées comme chez les Chétopodes dont des invaginations tubulaires de l'exoderme.

Entre les deux lobes du manteau, se trouve une vaste *cavité palléale*, au fond de laquelle est la bouche. La cavité palléale est occupée presque tout entière par les bras. Quant au sac viscéral proprement dit, il est réduit à très peu de chose. Il est relégué au fond de la valve ventrale, à la partie postérieure, et encore est-il rétréci par les muscles qui sont logés à son intérieur.

Bras. — Les bras, insérés de part et d'autre de la bouche, sont généralement enroulés en spirale à leur extrémité. Ils sont couverts de cirres, fins et très nombreux, arrangés en zigzags ou en double file.

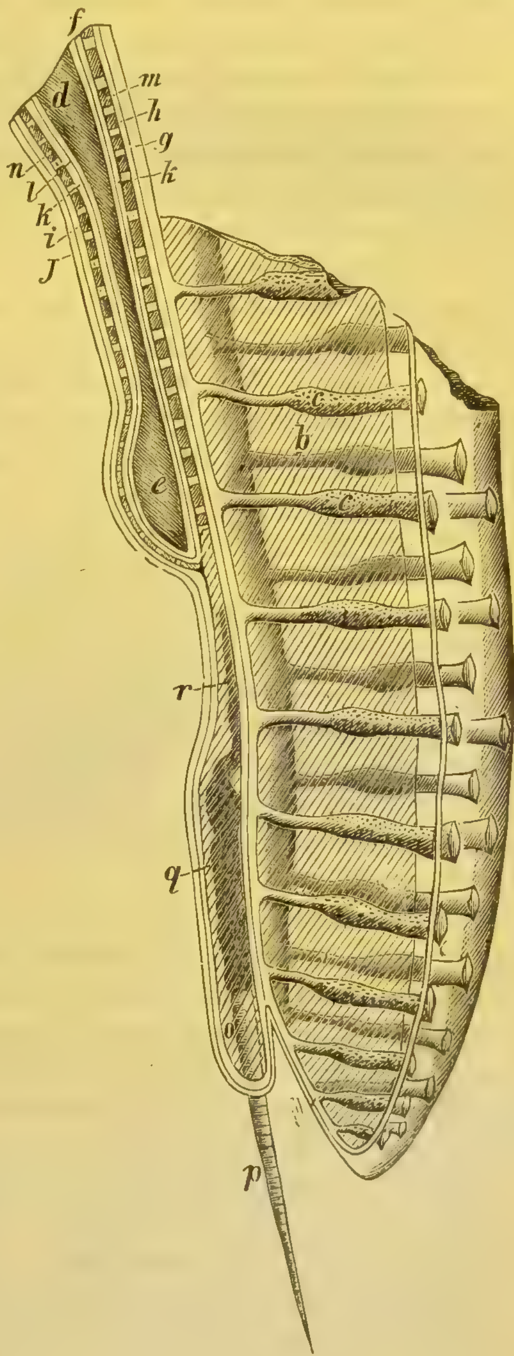


Fig. 307. — Coupe du bord de la coquille de *Waldheimia australis*, et du manteau qui y est attaché : *b*, coquille avec ses éléments prismatiques ; *c*, papilles palléales pénétrant dans la coquille ; *d*, grand sinus palléal ; *e*, vaisseau marginal ; *f*, paroi palléale externe ; *g*, couche externe réticulée, où s'attachent les papilles ; *h*, couche homogène ; *i*, feuillet interne ; *j*, épithélium ; *k*, membrane qui revêt le sinus palléal ; *l*, son endothélium ; *m*, lacunes palléales externes ; *n*, lacunes palléales internes ; *o*, repli marginal ; *p*, une des soies ; *q*, son follicule ; *r*, prolongement de la masse glandulaire du follicule (Hancock).

Les bras peuvent présenter des dispositions variables.

Le cas le plus simple est celui des Lingules et des Rhynchonelles, où les bras sont entièrement libres et s'enroulent en deux spirales, d'une longueur parfois très grande, dont le sommet est tourné vers l'extérieur (*Lingule*) ou vers la valve dorsale (*Rynchonelle*).

Dans tous les autres types, les bras se soudent sur une plus ou moins grande partie de leur longueur avec le manteau. Dans les *Térébratules* par exemple, la base fixée de chacun des bras part de la bouche, se dirige en avant, puis revient brusquement en arrière parallèlement à sa première direction. Arrivée non loin de la bouche, le bras se sépare du manteau, et son extrémité, entièrement libre, s'enroule en une spirale verticale, légèrement oblique, à sommet externe.

Chez l'*Argiope*, la soudure des bras au manteau est complète; il semble dès lors que ceux-ci sont remplacés par un disque brachial en fer à cheval, fixé à la valve dorsale du manteau, et embrassant la bouche au milieu de sa partie convexe. Ce disque est couvert de cirres tubulaires disposés en une rangée unique et continue.

La même disposition se présente chez la *Thécidie*, et l'*Argiope decollata*, mais avec un peu plus de complication, le disque brachial présentant quatre cornes antérieures au lieu de deux, par suite de l'allongement des bras.

Appareil apophysaire. — Les bras sont le plus souvent soutenus, au moins en partie, par un squelette calcaire de conformation variable, attaché à la valve dorsale, et nommé l'*appareil apophysaire*.

Dans sa forme primitive, qui se retrouve dans les Brachiopodes les plus anciens, il s'étendait dans toute l'étendue du bras, et avait la forme d'un double cordon calcaire enroulé en une spirale conique et inséré sur le bord cardinal de la valve dorsale par deux apophyses. Le sommet du cône pouvait être d'ailleurs dirigé latéralement (*Spirifer*), obliquement (*Athyris*) (fig. 305, B), ou verticalement (*Atrypa*).

Chez les autres Brachiopodes, cet appareil subit une réduction à divers degrés, et sa conformation est un des caractères les plus importants de la classification.

Il n'est en général conservé que dans les parties des bras qui sont soudées au manteau. C'est ainsi qu'il est accolé complètement à la valve dorsale dans les *Argiopes* et les *Thécidies*.

De même, dans les *Térébratules* (fig. 308), il est formé par deux rubans calcaires partant du bord postérieur de part et d'autre de la ligne médiane, s'avançant vers le bord antérieur, revenant

en arrière, et se réunissant enfin par une anastomose transversale.

C'est, on le voit, le trajet que nous avons indiqué pour la partie basilaire des bras.

Enfin dans les Rhynchonelles l'appareil est réduit à deux courtes apophyses (*crura*) partant du bord cardinal de la petite valve, et, chez les Brachiopodes Inarticulés, il manque complètement.

Il résulte de cette disposition, que les bras acquièrent une certaine mobilité. Ils peuvent, chez la Rhynchonelle, saillir hors de la coquille, et effectuer des mouvements plus ou moins étendus dans les autres.

Il est probable que dans le groupe fossile des *Productus*, qui manque d'appareil apophysaire, il en était de même.

Rôle et structure des bras. — Dans leur partie libre, les bras sont constitués par un tissu fondamental cartilagineux, creusé de cavités où circule le sang. Ces cavités sont en rapport avec les tubes qui occupent l'intérieur des cirres. La plus grande partie de la surface externe de l'appareil brachial est couverte par un épithélium cilié.

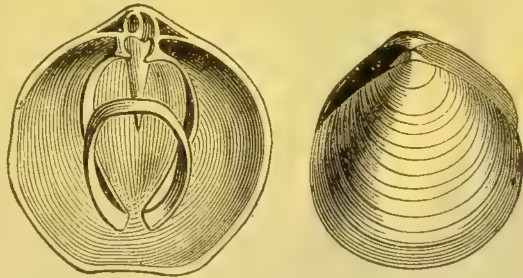


Fig. 308. — *Terebratula numismalis*. — A, test entier. — B, la valve dorsale montrant l'appareil apophysaire.

Le rôle de cet appareil, qui a donné lieu à bien des hypothèses, paraît être uniquement d'assurer la respiration et la préhension.

La première fonction, qu'il partage avec le manteau, est évidente, la seconde est aussi incontestable. Les bras sont en effet creusés d'un sillon médian sur les bords duquel se trouvent soit deux rangées de cirres, soit une rangée de cirres et un repli rubané continu.

C'est le long de cette gouttière que se trouvent disposés les cils vibratiles, sur les faces internes et latérales des cirres, sur la face interne du ruban et dans le fond même du sillon. Leur mouvement produit un courant qui descend le long de chaque bras, jusqu'à leur base. C'est là que se trouve la bouche, au point où les deux gouttières se continuent l'une par l'autre.

Appareil digestif. — Ainsi amenées par les cils des sillons brachiaux, les particules alimentaires pénètrent dans le tube digestif.

Celui-ci est tapissé partout par un épithélium cilié, et son tissu conjonctif est de consistance cartilagineuse. Il se présente sous deux types très différents.

Chez les *Articulés*, il a la forme d'un siphon, dont l'œsophage, dirigé en avant représente la petite branche; l'estomac occupe le sommet, et l'intestin, formant la grande branche, se dirige en arrière, et s'amincit peu à peu. Il finit en cæcum, et son extrémité libre vient s'attacher à la partie postérieure de la valve ventrale (fig. 311, *f*).

Le tube digestif des *Inarticulés* (fig. 309) présente au contraire un anus (*a*) débouchant dans la cavité palléale sur le côté droit et plus près du lobe ventral. Cette disposition propre aux Discines et aux Lingules se modifie chez les Cranies, où l'anus est placé à la partie postérieure, au point où se trouverait l'insertion du pédoncule. L'intestin se compose des mêmes parties que chez les Articulés, mais, après plus ou moins de circonvolution, il se termine par un rectum renflé.

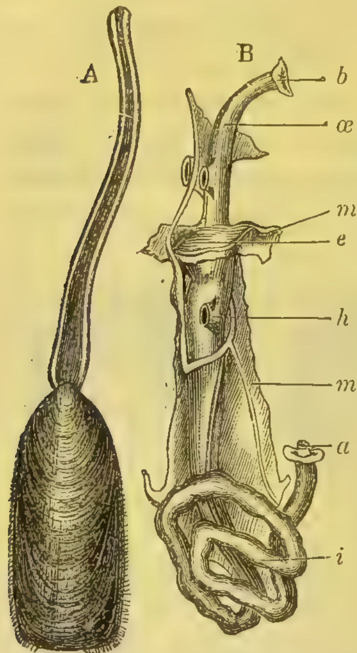


Fig. 309. — Anatomie de la *Lingula anatina*. — *b*, bouche; *œ*, œsophage *e*, estomac; *h*, orifice des canaux hépatiques dans le tube digestif; *i*, intestin; *a*, anus; *m*, *m'*, mésentères.

Dans l'estomac débouchent les conduits hépatiques, dontle nombre varie de 2 (*Argiope*) à 5 (*Lingula*). Le foie est une glande en tubes ramifiés, dont les lobes sont divisés en lobules secondaires, eux-mêmes formés de cæcums sécréteurs, tapissés par un épithélium glandulaire non cilié.

Le tube digestif tout entier est soutenu par des lames médianes mésentériques, et par des rubans *gastro*- et *iléo-pariétaux*, unissant l'estomac et l'intestin aux deux valves de la coquille.

Appareil circulatoire. — L'existence de l'appareil circulatoire décrit par Hancock a été révoquée en doute; mais les recherches de Blockmann, en 1885 (1), en démontrent la présence chez un grand nombre de Brachiopodes, bien que sa disposition exacte demande encore des recherches.

Le cœur (fig. 310, *p*) est un vaisseau dorsal uniloculaire contractile, placé dans le mésentère dorsal de l'estomac.

Son vaisseau afférent, que l'on peut appeler *veine branchio-viscérale* (*a*), vient de la partie antérieure et court dans le mésen-

(1) Blockmann. Z. A., t. VIII, 1885.

tère œsophagien. Il communique par plusieurs orifices avec les lacunes périœsophagiennes, où se rassemble le sang venant des bras.

Mais dans les lacunes périœsophagiennes, ce sang artérialisé se mélange avec le sang veineux qui revient des viscères. C'est donc du sang mélangé qui arrive au cœur. Celui-ci donne une double aorte (*n*), réunie en arrière en une aorte commun, et donnant de chaque côté deux artères palléo-génitales (*s*, *t*), l'une destinée au manteau et aux organes génitaux qu'il contient, l'autre destinée aux mêmes parties sur la partie ventrale, Le long de ces vaisseaux se trouvent de petites vésicules contractiles, qui entretiennent le mouvement du sang (fig. 310 A *u*, et 310 B).

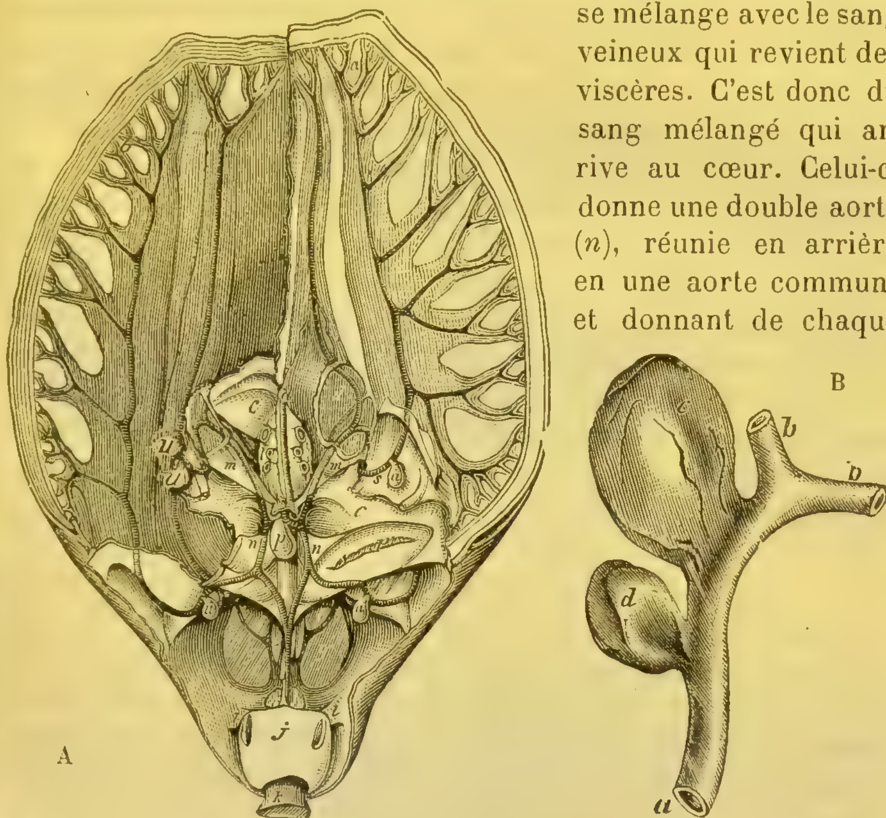


Fig. 310. — A, Appareil circulatoire de *Waldheimia australis*. La figure est divisée en trois plans : en haut à droite, est figurée la surface extérieure du lobe dorsal du manteau ; en bas au centre, cette paroi extérieure ayant été enlevée, on voit l'intérieur de la cavité générale ; sur la gauche, toute la portion dorsale ayant été enlevée, on voit la surface interne du lobe ventral. — *a*, veine branchio-viscérale, courant le long de l'estomac ; *c*, cavité générale ; *d*, muscles occluseurs ; *e*, m. occluseurs accessoires ; *f*, m. divaricateurs ; *g*, m. ajusteurs dorsaux ; *h*, m. divaricateurs accessoires ; *i*, naissance des apophyses ; *j*, capsule du pédoncule ; *k*, pédoncule ; *l*, section des canaux hépatiques se rendant dans l'estomac ; *m*, artères palléo-génitales dorsales ; *n*, racines de l'aorte, se réunissant ensuite ; *p*, cœur ; *p'*, pavillon de l'oviducte ; *s*, artères palléales dorsales ; *t*, artères ventrales ; *u*, vésicules contractiles. — B, portion de l'artère palléale ventrale (*a*), montrant sa bifurcation (*b*) pour se rendre dans le manteau ; *c*, cœur accessoire ; *d*, cœur accessoire supplémentaire (Hancock).

Le sort du sang amené par les artères est assez peu connu.

Il semble que les artères débouchent dans la cavité générale, et que par suite la circulation veineuse soit purement lacunaire.

Mais dans quelle proportion s'établissent ces rapports du cœlome avec l'appareil circulatoire? Il semble difficile d'admettre que le sang puisse remplir toute la cavité générale, puisque celle-ci est en rapport constant, comme nous le verrons, avec l'extérieur. Cette hypothèse semble bien peu probable, surtout aujourd'hui où on tend à nier chez les Mollusques toute communication du système sanguin et du milieu ambiant. Il est cependant possible que des artères le sang passe dans des espaces lacunaires, dépendances de la cavité générale, mais ces espaces doivent être endigués et isolés de la cavité générale proprement dite. C'est ce qui a lieu dans les bras : le sang y circule dans des espaces lacunaires dépendant du cœlome, et non dans des vaisseaux, comme l'avait décrit Hancock qui avait pris pour tels des plexus nerveux, et des tractus conjonctifs. Mais ces espaces sont complètement endigués et c'est de là que le sang retourne au cœur.

Dans la Cranie et la Thécidie on n'a pu découvrir d'appareil circulatoire distinct.

Organes d'excrétion. — On considère généralement comme organes d'excrétion deux tubes mettant en communication le cœlome et l'extérieur. Ils ont tout à fait la structure des organes segmentaires des Annélides et servent comme eux de conduits déférents pour les produits génitaux (fig. 312, R).

Ils débouchent extérieurement tout près de la bouche. Intérieurement ils se terminent dans la cavité générale par un pavillon plissé (fig. 312, R et fig. 311, *h*) couvert de cils vibratiles, comme aussi sans doute toute la longueur du tube. L'épithélium qui recouvre ce dernier est coloré en jaune par les nombreux granules qui prouvent sa fonction excrétrice.

Chez l'*Argiope* et la *Thécidie*, ils présentent près de leur orifice externe une dilatation qui sert de chambre incubatrice.

Chez les Rhynchonelles, il existe quatre néphridies semblables, l'une ventrale, l'autre dorsale, sans qu'on soit parvenu à expliquer ce dédoublement dont on ne connaît pas d'autre exemple.

Organes génitaux. — Les sexes sont certainement séparés dans la *Cranie* et dans beaucoup de *Testicardines*. La *Lingule* est la seule que l'on ait considérée comme hermaphrodite (Beyer). Dans tous les cas, les deux sexes ne présentent pas de différences extérieures.

Les glandes génitales sont toujours des dépendances du revêtement de la cavité générale. Elles sont quelquefois insérées

simplement sur les lames mésentériques (Discine, Lingule). Le plus souvent, elles sont logées dans des *sinus palléaux*. Ceux-ci sont de simples dépendances du cœlome, qui pénètrent entre les lames de chaque lobe palléal.

Les glandes sont attachées à la paroi externe ou plus rare-



Fig. 311. — Vue générale de la cavité périviscérale de *Terebratula caput serpentis*. — *a*, lobe dorsal du manteau; *b*, pédoncule; *c*, sa capsule; *d*, sillon formé par la soudure des bords palléaux ; *e*, estomac; *f*, intestin; *g*, lobes latéraux du foie; *h*, pavillon des néphridies; *i*, leur orifice; *j*, muscle adducteur antérieur; *k*, m. adducteur postérieur; *l*, m. ajusteurs dorsaux; *m*, m. ajusteurs ventraux; *n*, m. divaricateurs; *n'*, leurs extrémités attachées au bord cardinal de la petite valve; *o*, mésentère dorsal; *r*, rubans iléo-pariétaux; *s*, cœur en diastole; *u*, veine branchio-viscérale; *w*, artère palléale dorsale; *v*, artère du pédoncule (Hancock).

ment à la face interne de ces sinus, et elles peuvent s'avancer plus ou moins loin dans la partie libre de la cavité générale (fig. 312, O*v*). Elles sont constituées par un repli de substance conjonctive, ramifié en lamelles nombreuses, et creusé de cavités. Cet ensemble est recouvert par un épithélium, dont les cellules donnent naissance aux produits sexuels. Ceux-ci tombent dans la cavité, tapissée en beaucoup d'endroits par un épithélium cilié, qui les entraîne jusqu'aux pavillons des néphridies; celles-

ci fonctionnent comme oviductes. La fécondation a lieu probablement après la sortie de l'œuf.

Système nerveux. — L'étude du système nerveux a été récemment reprise par van Bemmelen (fig. 312).

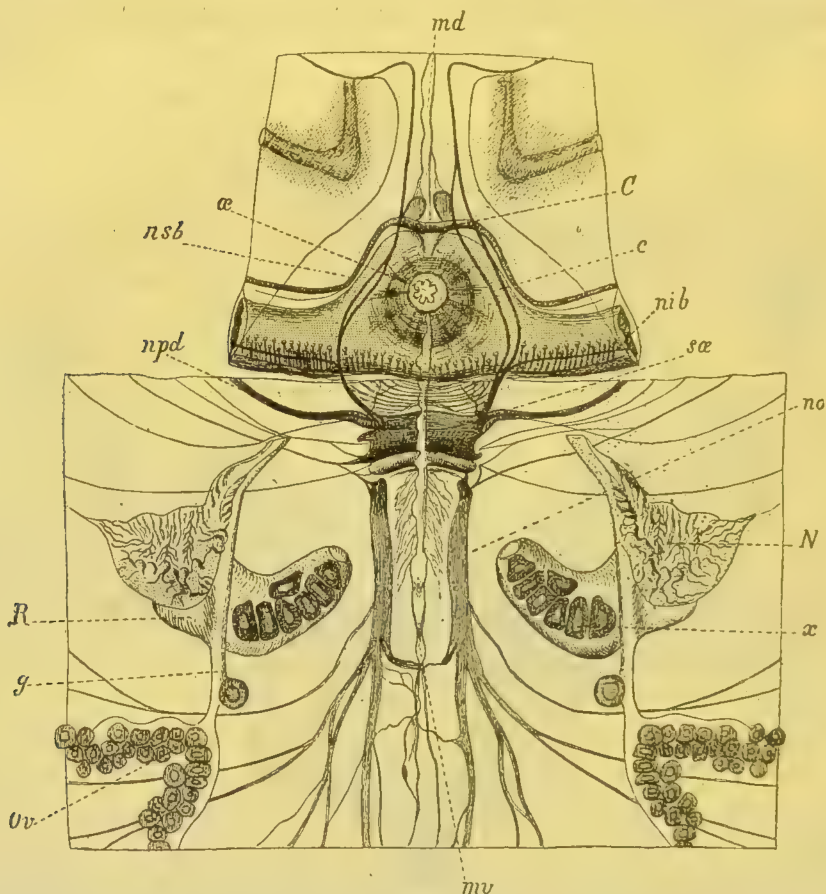


Fig. 312. — Anatomie de *Terebratula vitrea*. — Portion antérieure du corps après l'enlèvement des bras, du tube digestif et des muscles ; la paroi supérieure est rejetée vers le haut : C, cerveau ; au-dessus de lui, les deux orifices des cavités cœlomiques des bras ; *c*, connectif œsophagien ; *sœ*, masse sous-œsophagienne ; *nsb*, nerf brachial supérieur ; *nib*, nerf brachial inférieur ; *npd*, nerf palléal dorsal ; *no*, nerf palléal ventral ; *md*, mésentère dorsal ; *mv*, mésentère ventral ; *œ*, œsophage ; *Ov*, ovaire ; *g*, repli génital ; R, rein ; N, néphrostome ; *x*, œufs à l'intérieur du rein (van Bemmelen).

Dans tous les Brachiopodes, il existe un collier nerveux péri-œsophagien, tout au contact de la bouche. Ce collier nerveux (*c*) est extrêmement réduit, et ne peut être vu nettement qu'au microscope. Il présente des ganglions fort peu distincts, des renflements à peine sensibles de l'anneau nerveux. Les cellules nerveuses se rencontrent sur presque toute sa longueur. Ce caractère montre la haute antiquité des Brachiopodes, et le peu de différenciation qu'ils ont pu acquérir. De là résulte que c'est avec la

plus grande difficulté qu'on a pu fixer le nombre des ganglions du collier, qui varie d'un type à l'autre. C'est ainsi que dans la Lingule on distingue 5 ganglions : 2 dorsaux ou sus-œsophagiens, 3 ventraux ou sous-œsophagiens, tandis que dans la *Waldheimia*, van Bemmelen n'en indique que 2, un au-dessus (C), l'autre au-dessous de l'œsophage (*sœ*).

De ce dernier partent d'importants nerfs viscéraux dont les plus considérables sont ceux qui vont aux lobes palléaux (*npd*, *on*). Il innerve aussi les muscles.

Les nerfs des bras (*nib*, *nob*) se distinguent par leur grosseur. Ils sont au nombre de 3 paires, partant, une de chacun des ganglions, latroisième de la commissure. Ces nerfs sont en connexion avec un riche plexus nerveux, qui semble indiquer un appareil sensoriel délicat dans toute l'étendue des bras. Divers auteurs ont trouvé, en effet, dans l'épithélium de ces organes, des cellules spéciales qui paraissent être sensorielles. C'est notamment ce que Joubin décrit dans la Cranie ; la gouttière des bras est occupée par un épithélium haut et cilié, où viennent se terminer les filets nerveux. Des organes analogues ont été trouvés par Schulgin sur les bras, et sur les bords du manteau de l'Argiope.

C'est là tout ce qui a été décrit comme organes des sens chez les Brachiopodes. Cette réduction considérable trouve une explication dans la vie fixée de ces animaux. Elle a eu pour résultat la réduction concomitante du système nerveux et particulièrement des ganglions cérébroïdes.

Rapports phylogénétiques des brachiopodes. — Un fait résulte nettement de l'anatomie des Brachiopodes, c'est qu'ils ne constituent pas un phylum, une série distincte ; leurs représentants les plus humbles sont déjà hautement différenciés et doivent trouver des ancêtres moins avancés en organisation Nous n'avons donc pas ici affaire à un groupe isolé, et il nous reste à voir quelles sont ses affinités.

De tous les groupes dont on a rapproché les Brachiopodes trois seulement donnent lieu à des hypothèses vraisemblables : les *Bryozoaires* (Huxley, Kowalevsky), les *Annélides* (Edwards, S. Morris, Kowalevsky), les *Acéphales* (Gegenbaur, de Lacaze-Duthiers).

On ne peut plus songer à réunir les Tuniciers aux Brachiopodes dans un groupe des Molluscoïdes, comme le fait encore Claus avec bon nombre d'auteurs allemands, qui comparent le sac branchial des Tuniciers aux tentacules des Bryozoaires et aux bras des Brachiopodes invaginés.

Comparaison des brachiopodes avec les bryozoaires. — La ressemblance avec les Bryozoaires est plus réelle. Elle est surtout fondée sur l'assimilation des bras avec le lophophore de ces derniers animaux, qui affecte avec la bouche les mêmes rapports. Cette ressemblance est surtout grande pour les *Argiopes*, et pour certaines formes larvaires qui ont un vrai lophophore. Toutefois il faut reconnaître que cela ne suffit pas pour établir des rapports étroits entre les deux groupes. Il est incontestable que beaucoup de faits anatomiques attestent une parenté réelle entre eux. Mais cela peut ne prouver qu'une chose : l'origine commune des deux classes. L'une et l'autre sont trop spécialisées, présentent trop de caractères d'une adaptation très parti-

culière, pour que l'une d'elles puisse être considérée comme la souche de l'autre. Le chemin de l'un des groupes à l'autre est considérable, et il est difficile de combler directement l'abîme qui les sépare, sans chercher dans un autre groupe un trait d'union entre eux.

D'ailleurs les caractères qui rapprochent les Brachiopodes des Bryozoaires les rapprochent aussi des Annélides, et c'est dans ce groupe qu'il faut rechercher l'origine commune qu'atteste l'anatomie; la parenté avec les Bryozoaires n'existe que parce que ces derniers ne sont que des Annélides un peu modifiées.

Comparaison des brachiopodes avec les mollusques. — Pour ce qui a trait aux rapports des Brachiopodes et des Mollusques, on ne saurait nier une ressemblance entre les deux groupes. Mais elle est plus apparente que réelle.

Nous avons déjà insisté sur l'argument capital que donnent l'orientation différente de la coquille dans l'un et l'autre groupe, et l'absence de ligament chez les Brachiopodes. Il n'y a de plus aucun rapport entre la structure des deux tests, le manteau des Mollusques ne présentant pas avec la coquille des rapports aussi intimes que chez les Brachiopodes.

Le manteau lui-même diffère notablement de celui des Mollusques, d'abord par son orientation, et surtout par l'importance des prolongements du cœlome qu'il renferme. C'est (d'ailleurs son mode de formation l'atteste) une véritable partie du corps et non un repli des téguments comme celui des Mollusques; au contraire la comparaison est très facile avec le collier des Serpulaires qui est chargé de la sécrétion du tube, et qui est divisé en une moitié dorsale et une ventrale, ayant les mêmes rapports avec les bras et la bouche. Les soies marginales que porte le manteau sont de véritables soies d'Annélides, et constituent un rapprochement d'une réelle importance.

Les bras ont été comparés aux palpes labiaux des Lamellibranches qui sont eux aussi innervés par les ganglions cérébroïdes. Mais cette innervation n'est pas un argument bien sérieux, et la structure est tellement différente, qu'il est bien difficile de soutenir cette assimilation. Au contraire, elle est bien nette avec la branchie des Annélides Céphalobranches, affectant les mêmes rapports, et couvertes de *barbules* identiques aux cirres des bras. Dans les deux cas, le rôle est exactement le même.

Le tube digestif, dépourvu d'anus, s'écarte à la fois des Annélides et des Acéphales. Le système nerveux, pourvu d'*un seul* collier, quoique différant beaucoup de ce qu'il est dans les autres groupes, se rapproche cependant plus de celui des Vers.

Quant à l'appareil urogénital, qui a été invoqué pour établir la comparaison avec les Mollusques, il faut reconnaître qu'il est bien plus franchement rapproché du type Ver. La néphridie est un véritable organe segmentaire, avec sa structure, sa forme et ses fonctions, et il s'écarte bien plus de l'organe de Bojanus des Lamellibranches.

En résumé, les Brachiopodes ne peuvent que de fort loin être comparés aux Acéphales. Au contraire, tout en présentant un plan d'organisation bien différent, et une supériorité incontestable sous plus d'un rapport, on rencontre chez les animaux qui nous occupent un grand nombre de faits spéciaux aux Annélides. L'Anatomie indique donc que les Brachiopodes descendent des Annélides. Leur organisation montre sur celle des Vers un progrès notable qui les a rapprochés des Mollusques issus de la même souche. Mais, sans doute sous l'influence de la fixation, ils ont subi une régression qui contrebalance jusqu'à un certain point cette différenciation, et explique suffisamment les divers faits de leur structure.

Le développement confirme pleinement cette hypothèse. La larve *à trois segments* des Brachiopodes indique nettement qu'elle tire son origine d'animaux segmentés. De plus elle diffère essentiellement de la larve typique des Mollusques par l'absence de velum, et la présence des soies et des bras buccaux. Cette larve nous montre d'autre part la réalité et le sens de la régression subie postérieurement. Des trois segments primordiaux, l'un en effet donne la majeure partie du corps, le second donne le manteau, par deux expansions dorsale et ventrale, le troisième enfin donne le pédoncule. De là un seul segment apparent chez les Brachiopodes.

CHAPITRE X

PLATHELMINTHES

CLASSIFICATION

CLASSE I. — TURBELLARIÉS.

I. O. Triclades. — Ex. : Marins : *Gunda* (1); terrestres (2) : *Bipalium*; d'eau douce (3); *Dendrocœlum*, *Planaria*.

II. O. Polyclades (4).

1. S.-O. Cotylés. — Ex. : *Thyzanozoon*, *Yungia*, *Stylostomum*, *Eurylepta*, *Prosthiostomum*.

2. S.-O. Acotylés. — Ex. : *Pterocera*, *Leptoplana*, *Cestoplana*.

III. O. Rhabdocélides (5).

1. S.-O. Allotocèles. — Ex. : *Monotus*, *Plagiostomum*, *Vorticeros*.

2. S.-O. Rhabdocèles. — Ex. : *Graffilla*, *Fecampsia*, *Macrorhynchus*, *Macrostomum*, *Mesostomum*, *Microstomum*, *Stenostomum*, *Vortex*.

3. S.-O. Acèles. — *Nadina*, *Convoluta* (6).

CLASSE II. — TRÉMATODES (7).

I. O. Distomiens (8). — (= Digenea = Endoparasites). Ex. : *Distomum*, *Amphistomum*, *Bilharzia*.

II. O. Polystomiens. — (= Monogenea = Ectoparasites). Ex. : *Tristomum*, *Diplozoon* (Diporpa), *Polystomum*, *Gyrodactylus*, *Calicotyle*, *Epibdella*, *Pseudocotyle*, *Temnocephala*.

CLASSE III. — CESTODES (9).

I. O. Monozoa. — Ex. : *Amphilina*, *Amphiptyches*, *Archigetes*.

(1) Lang. M. S. Neapel. t. III, 1882.

(2) Moseley. Q. J., t. XVII, 1877. — Kennel. Arb. Würzburg, t. V, 1879.

(3) Jijima. Z. W. Z., t. XL, 1884.

(4) Lang. *Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel.* F. und Fl. des golfes von Neapel, Leipzig, 1884.

(5) v. Graff. *Monographie der Turbellarien. I. Rhadocelidea*, Leipzig, 1882.

(6) Delage. A. Z. E., 2e série, t. IV, 1886.

(7) Leuckart, *Parasiten des Menschen*, t. I, 1863. — Van Beneden et Hesse (*Trématodes marins*). Mém. Ac. Roy. Belgique, t. XXIV, 1864.

(8) Poirier. A. Z. E., 2e sér., t. III, 1885.

(9) Pintner. Arb. Wien, t. III, 1880. — Leuckart. *Parasiten des Menschen*, t. I (2e édit.). 1881, t. II, 1876. — Moniez, Trav. Lille, t. III, 1880-81.

II. O. Merozoa.

1. S.-O. Dimères.

a) *Caryophyllæus*, *Ligula*.

b) *Bothriocephalus*, *Duthiersia*, *Solenophorus*, etc.

2. S.-O. Tétramères. — Ex. : *Tænia*, *Phyllobothrium*, *Anthobothrium*, *Acanthobothrium*, *Tetrarhynchus*, *Anthocephalus*.

CLASSE IV. — NÉMERTES (1).

I. O. Palæonémertines. — Ex. : *Carinoma*, *Carinella*, *Polia*, *Valencinia*.

II. O. Schizonémertines. — Ex. : *Lineus*, *Borlasia*, *Cerebratulus*, *Langia*.

III. O. Hoplonémertines. — Ex. : *Nemertes*, *Amphiporus*, *Drepanophorus*, *Tetrastemma*, *Pelagonemertes*, *Geonemertes*.

IV. O. Malacobdellidés. — *Malacobdella*.

On désigne sous le nom de PLATHELMINTHES des Vers à symétrie bilatérale, dépourvus de cavité générale; l'espace compris entre l'entoderme et l'ectoderme larvaire est de bonne heure comblé par un tissu conjonctif, qui persiste chez l'adulte et remplit tout l'espace que n'occupent pas les organes. Ces caractères sont absolus et permettent de séparer nettement cette classe des autres classes de Vers; mais suffisent-ils pour y établir une réelle homogénéité? En fait, si les TURBELLARIÉS, les TRÉMATODES et les CESTODES peuvent être réunis en un même groupe d'une grande homogénéité, les NÉMERTES s'en éloignent beaucoup, et il est permis de se demander si ces deux groupes ne sont pas indépendants l'un de l'autre.

Les animaux qui constituent le premier groupe ont le corps très aplati et relativement court; ils sont dépourvus d'anus. Leur système nerveux est composé de deux ganglions et des nerfs qui en rayonnent; parmi ceux-ci, deux nerfs ventraux symétriques sont prédominants. Il existe un système excréteur formé de canalicules ramifiés intra-cellulaires, dont chaque branche se termine par un cul-de-sac obturé par une cellule pourvue d'une flamme vibratile. Il n'y a pas d'appareil circulatoire. Les appareils génitaux sont compliqués et pourvus d'organes d'accouplement; les sexes sont réunis sur chaque individu. Il n'est pas douteux que les Turbellariés, d'une part, et les Trématodes et les Cestodes de l'autre, ne soient respectivement des formes libres et parasites correspondant à un même type. Les

(1) HUBRECHT. Encycl. Brit., t. XVII, Niederl. Arch., t. II, 1874. — MAC INTOSH, Ray Soc., 2 vols., 1873-74. — JOUBIN, A. Z. E. 2e sér., t. I, 1890.

différences qui les séparent sont dues aux diverses adaptations propres à chaque groupe.

Caractères spéciaux des trois premières classes de Plathelminthes. — Les Turbellariés sont uniformément ciliés ; les Trématodes et les Cestodes sont dépourvus de cils et munis de ventouses.

Les Turbellariés et les Trématodes sont, au moins en apparence, des formes simples. Le corps n'est pas divisé en régions, et si l'on observe parfois une répétition régulière des organes (*Gunda*), on ne voit jamais de zoonites se produisant par bourgeonnement. Nous reviendrons sur l'importance qu'il faut attacher à cet arrangement linéaire.

Au contraire les Cestodes sont composés de parties adaptées bout à bout, parfaitement semblables entre elles lorsqu'elles sont arrivées à maturité. Le segment terminal seul est spécialement conformé ; c'est celui par lequel le ver s'attache aux parois de l'intestin de son hôte : on l'appelle *scolex* et les autres segments se nomment *proglottis*. Le scolex (communément la *tête* du Ténia) est arrondi ou aplati, pourvu de ventouses et parfois de crochets. Il se continue par une portion rétrécie qui est le siège d'un bourgeonnement très actif et continu ; c'est là que se différencient les proglottis, séparés d'abord par des sillons très rapprochés et augmentant de volume à mesure qu'ils sont plus âgés et plus éloignés du scolex. Quelques Cestodes, cependant, sont simples ; ils ont été longtemps pris pour des Trématodes ; on les classe actuellement avec les Cestodes, parce qu'ils ont exactement l'organisation des proglottis et, en particulier, sont dépourvus de tube digestif.

Deuxième groupe des Plathelminthes ; les Némertes. — Le second groupe des Plathelminthes, celui des Némertes, présente des caractères bien différents. Les animaux qui le composent sont ciliés comme les Turbellariés, mais ils sont cylindriques et très allongés. Leur tube digestif est droit et pourvu d'un anus terminal. Il y a un appareil circulatoire distinct, dont l'appareil excréteur semble être, au moins morphologiquement, une dépendance. Les sexes sont séparés ; les organes génitaux sont extrêmement simples et toujours dépourvus d'organe d'accouplement. Un organe absolument constant chez les Némertes et présentant la plus grande importance, c'est une *trompe* très allongée, pouvant être projetée au dehors ou retirée dans une gaine. Cette trompe est absolument indépendante du tube digestif et s'ouvre au-dessus de la bouche. Le système nerveux présente encore deux ganglions et deux nerfs latéraux, situés au-dessus de l'œsophage ; mais de plus, il existe un collier qui, partant de ces nerfs, entoure la trompe et aboutit à un nerf dorsal et médian.

On voit par cet exposé que les Némertes s'écartent notablement des autres Plathelminthes, et que c'est à tort qu'on les a considérées comme un simple ordre des Turbellariés. On doit les regarder comme un groupe distinct, opposé au premier qui comprend lui-même les Turbellariés, les Trématodes et les Cestodes. C'est ce qui va ressortir encore de l'étude détaillée de chacun des organes. L'histoire du développement confirme pleinement cette manière de voir.

§ 1. — *Morphologie extérieure.*

Forme du corps. — Nous avons pu indiquer, dans l'exposé des caractéristiques des groupes, les principaux faits de la morphologie extérieure. Les Turbellariés et les Trématodes sont toujours des animaux à un seul segment. Les premiers, menant une vie libre, ont le corps couvert de cils vibratiles. Tandis que la plupart des types de grande taille sont larges et aplatis, les plus petits sont allongés et cylindriques. Contrairement à ce qui a lieu dans la plupart des cas, où la portion antérieure est la plus large, il est un certain nombre d'espèces où il se forme en avant un prolongement pointu, plus ou moins rétractile, qui devient chez les *Prostomum* une longue trompe pouvant se retirer dans une gaine ou faire saillie au dehors. Plus souvent (*Vorticeros*, plusieurs Dendrocèles), il se forme des tentacules, qui peuvent être des organes solides et contractiles, ou des prolongements contenant des diverticules intestinaux (*Eurylepta*, *Thysanozoon*). Il ne faut pas les confondre avec les papilles qui se développent parfois en nombre considérable sur tout le corps de certains types (*Thysanozoon*) (fig. 312).

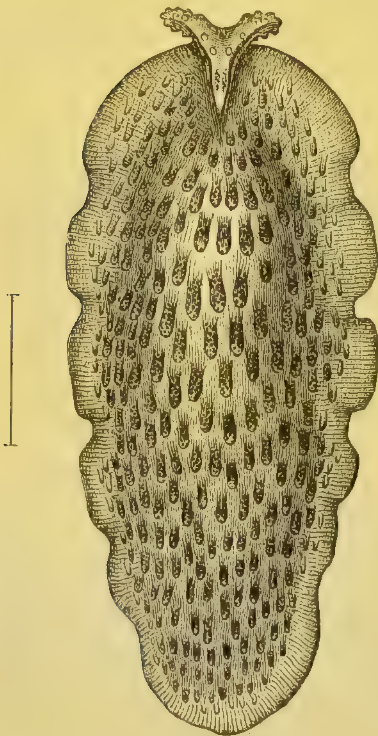


Fig. 312. — *Æolidiceros* (*Thysanozoon*) *Brocchii*, Œrst.

Le corps des Trématodes peut présenter, lui aussi, toutes les formes, depuis celle d'une lame plate jusqu'à celle d'un cordon plus ou moins cylindrique. Ils n'ont jamais de cils vibratiles. Il

en est de même des CESTODES qui mènent la même vie parasite et dont nous connaissons déjà les variations morphologiques les plus importantes.

Mais un caractère essentiel de ces deux classes est la présence d'organes de fixation spéciaux, qui demandent une étude particulière : les ventouses et les crochets.

VENTOUSES (1) ET APPAREILS D'ADHÉSION. — Ces organes ne sont d'ailleurs pas absolument spéciaux aux Plathelminthes parasites. On les rencontre aussi chez un certain nombre de *Turbellariés Polyclades*. Les *Euryleptidés* et les *Prosthiostomidés* ont, en effet, une ventouse ventrale, qui leur sert à se fixer sur les pierres au fond de la mer. Elle est tout à fait distincte de l'appareil buccal et située derrière la bouche. Beaucoup d'autres Polyclades ont des cellules adhésives qui leur servent au même usage (*Gunda*) ou des crochets sécrétés par des glandes monocellulaires.

1° *Ventouses des Trématodes*.— Chez les TRÉMADOTES, les ventouses sont des appareils importants. Leur disposition suit dans ses variations l'ensemble de l'organisation et sert de caractère pour répartir les genres en groupes très naturels. Les Trématodes endoparasites, les plus voisins des Triclades et dont le développement s'accomplit par des métamorphoses, ont deux ventouses, une autour de l'orifice buccal, et par suite tout à fait antérieure, sauf chez les *Gasterostomum*, l'autre ventrale. Cette dernière fait par exception défaut chez le *Monostomum*, elle est ventrale chez le *Distomum* et tout à fait postérieure chez l'*Amphistomum*. Les *Polystomidés* sont les Trémadotes ectoparasites, à développement direct, plus voisins des Polyclades. Ils ont généralement deux ventouses antérieures de chaque côté de la bouche et une ou plusieurs à l'extrémité postérieure. La ventouse postérieure est simple et volumineuse chez les *Tristomidés;* elle est transformée chez les *Calicotyle* en un disque pourvu de sept fossettes et de deux crochets ; chez les *Polystomum* on trouve six ventouses, deux gros crochets et seize petits, etc.

2° *Ventouses des Cestodes*. — La disposition des ventouses des CESTODES n'est pas moins variable. Les *Téniadés* sont caractérisés (fig. 313 A) par la présence de quatre ventouses symétriques sur les côtés du scolex, tandis que la portion terminale de celui-ci porte une couronne simple ou double de crochets qui peut manquer exceptionnellement (*T. saginata*). Le mamelon auquel ces crochets sont fixés peut parfois s'invaginer et se dévaginer sous forme de trompe (*T. nana*) (fig. 314). Les quatre ventouses des *Tænia* se

(1) NIEMIEC. *Les ventouses dans le Règne animal*, R. Z. S., t. II. 1885.

compliquent chez les familles voisines; chez les *Anthobothriens* elles sont longuement pédonculées et élargies au sommet en forme de calice; chez les *Phyllobothriens* elles sont plus courtes, mais frisées et repliées. Elles portent des crochets chez les *Acanthobothriens*. Enfin les *Tétrarhynchus* possèdent, outre leurs quatre ventouses, quatre longues trompes pourvues de crochets et que peuvent rétracter dans des gaines des muscles spéciaux.

Dans le second groupe des *Cestodes*, celui des *Bothriadés*, le scolex est dimère au lieu d'être tétramère. Celui des *Bothrio-*

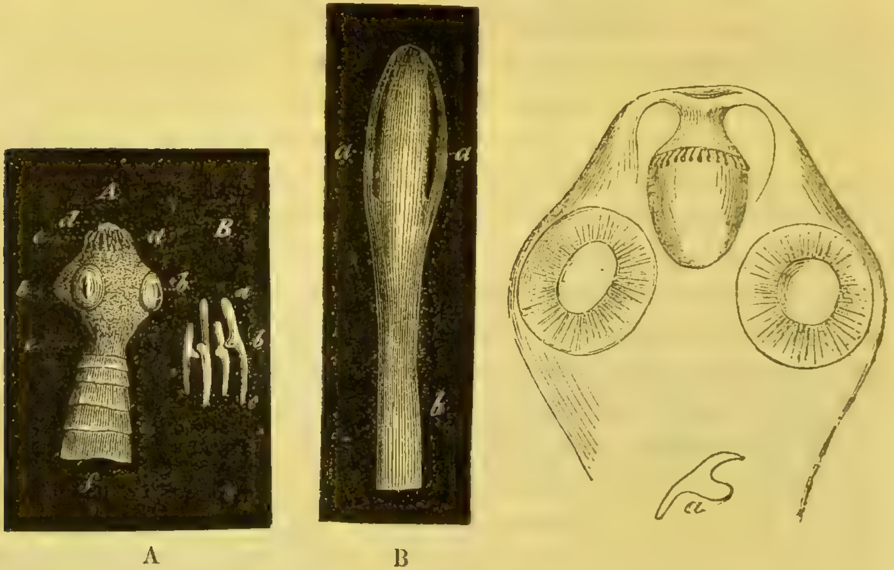


Fig. 313. — A. Scolex de *Tænia solium*, L. — A. Scolex : *a*, rostre ; *b*, ventouses ; *c*, couronne de crochets ; *d*, bulbe ; *e*, cou ; *f*, premiers anneaux ; B, crochets isolés : *a*, manche ; *b*, garde ; *c*, pointe. — B, scolex de *Bothriocephalus latus*, Brems. — *a*, bothridies ; *b*, cou.
Fig. 314. — Tête de *Tænia nana*, Bilh., grossie 100 fois, le rostre est invaginé. — *a*, crochet isolé, grossi 600 fois (LEUCKART).

cephalus (fig. 313 B) porte simplement deux longues fossettes peu profondes (*a*) qui représentent les ventouses. Les ventouses sont encore peu développées dans l'*Archigetes*. Elles ont, au contraire, la forme de deux gros cornets chez le *Solenophorus;* enfin chez les *Duthiersia*, elles sont longuement pédonculées et très élargies en un élégant éventail.

Par exception les *Amphilinidés* présentent une réduction remarquable de l'appareil de fixation : chez l'*Amphiptyches* il n'y a plus qu'une ventouse, qui devient tout à fait rudimentaire chez l'*Amphilina*.

§ 2. — *Téguments.*

Le tégument des Plathelminthes est intimement soudé au parenchyme sous-jacent, puisqu'il n'existe pas de cœlome libre.

Il se compose : 1° du *revêtement épithélial exodermique*, qu'on appelle encore ici hypoderme, parce qu'il est généralement placé au-dessous d'une cuticule, sécrétée par lui; 2° du *revêtement musculaire*.

La surface du corps est tout entière ciliée chez les Turbellariés, ainsi que chez les Trématodes, durant les premiers stades larvaires. Grâce à ces cils, l'animal peut se mouvoir avec rapidité, sans aucune contraction musculaire. Le corps des Trématodes adultes et des Cestodes est au contraire revêtu d'une cuticule épaisse et dépourvue de cils.

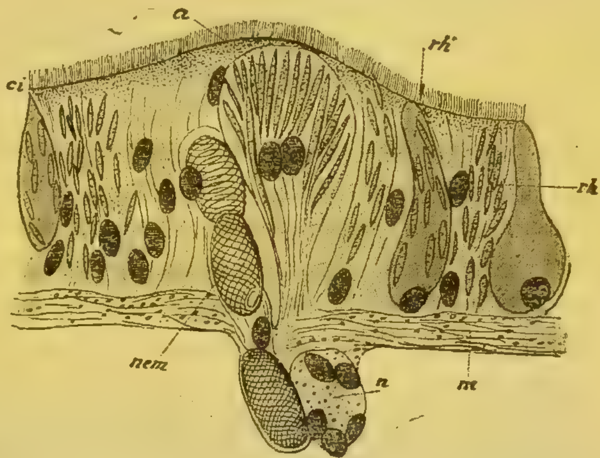


Fig. 315. — Coupe du tégument de la surface dorsale du corps d'*Anonymus virilis*. — *a*, acicules ; *rh*, rhabdites; *nem*, nématocystes en formation; *m*, muscles transversaux ; *n*, nerf (Gros. env. 600) (LANG).

Chez les TURBELLARIÉS en particulier, le revêtement ectodermique est particulièrement intéressant à étudier. Limité par une mince cuticule, formée simplement de l'ensemble des plateaux ciliés, il est très différencié (fig. 315). La surface du corps est parsemée de petites glandes unicellulaires, auxquelles s'ajoutent d'autres cellules glandulaires profondes, à contenu granuleux, à noyaux basilaires, noyées dans le parenchyme mésodermique et venant s'ouvrir à l'extérieur par un canal.

De plus, on trouve chez tous les Turbellariés des cellules spéciales en forme de bouteilles, contenant des corps hyalins très réfringents, le plus souvent en forme de bâtonnets. Ce sont les *rhabdites* (fig. 315, *rh*). Ils sont produits par une sécrétion du protoplasma de la cellule. Les cellules qui les ont formés sont ensuite résorbées, pour faire place à d'autres. Les amas de rhabdites restent épidermiques chez les Polyclades; dans les autres groupes, ils cheminent à travers les tissus et vont se disper-

ser çà et là dans les couches superficielles du parenchyme, qui en sont parfois bourrées. Ces rhabdites sont quelquefois considérés comme des éléments urticants. On les a regardés aussi comme liés à l'exercice du tact (?). Il ne faut pas les confondre avec les vrais nématocystes (fig. 315, *nem*), qu'on retrouve, bien que peu fréquemment, chez les Turbellariés (*Stenostomum Sieboldii*, *Microstomum lineare*, *Anonymus*). Ils sont formés d'une cellule où peut se retirer un long prolongement urticant, ou même une petite pointe libre (*Sagittocystis*, *Planaria 4-oculata*).

Au-dessous de l'exoderme, vient la *couche musculaire*, dont la disposition varie beaucoup.

Dans la plupart des cas, toutefois, il existe trois sortes de fibres musculaires, qui forment, de dehors en dedans : des muscles *longitudinaux*; des muscles *obliques*, et enfin des muscles *transversaux*; cette superposition est d'ailleurs loin d'être générale.

En dehors de ces muscles tégumentaires, il existe des brides musculaires *dorso-ventrales*, reliant la face dorsale et la face ventrale. Elles sont particulièrement développées chez les Turbellariés, où elles se disposent entre les branches du tube digestif. Si celles-ci sont régulières, les muscles forment des cloisons transversales, dans l'épaisseur desquelles sont logées les glandes génitales. Ces cloisons n'ont rien de commun avec les dissépiments des Vers annelés, qui sont des productions primaires, fondamentales, résultant de l'accolement des parois de deux somites successifs.

§ 3. — *Tissu conjonctif et cavité générale.*

La cavité générale fait toujours défaut chez les Plathelminthes. L'espace compris entre le tégument et le tube digestif, lorsqu'il n'est pas occupé par les divers organes, est comblé par du tissu conjonctif, tantôt compact, tantôt réticulé, et contenant alors un liquide dans ses mailles irrégulières. Une cavité n'apparaît à aucun stade de l'existence.

Parenchyme des Turbellariés. — Le parenchyme des Turbellariés est formé d'une substance gélatineuse, granuleuse, conjonctive, dont la constitution est fort variable. Chez les *Acèles* dépourvus de tube digestif, il est constitué par des cellules étoilées, anastomosées en réseau et laissant entre elles des lacunes irrégulières. Les substances alimentaires gagnent donc de proche en proche tout le corps de l'aninal.

Chez les *Polyclades*, on constate de nombreuses cellules nu-

cléées, très serrées, et oblitérant tout l'espace cœlomique. Il n'en est pas de même chez les *Rhabdocèles*, où les lacunes intercellulaires sont si étendues, qu'elles se transforment en larges espaces périviscéraux remplis de liquide. Le parenchyme se réduit même à une sorte de membrane endothéliale autour de certains organes.

Dans tous les groupes, cette masse est traversée en tous sens par des fibres musculaires. On y trouve aussi de distance en distance des cellules arrondies, bourrées de granulations jaunes, qui existent aussi dans des cellules très ramifiées et anastomosées qu'on trouve à la partie postérieure du corps des Rhabdocèles. Ici se présente une question déjà posée plusieurs fois. Ces éléments font-ils partie intégrante de l'animal, ou sont-ce des organismes végétaux vivant à l'état de symbiose dans le corps des Turbellariés ? La seconde hypothèse est rendue vraisemblable pour les Rhabdocèles, par le fait que les cellules jaunes sont absentes chez le jeune animal, et n'apparaissent quelquefois que fort tard, tandis que d'autres fois elles sont abondantes au point de former une couche continue. Les cellules arrondies, d'un jaune vert, qui donnent à la *Convoluta* sa couleur, et sont abondantes à la périphérie de l'animal, sont regardées également comme des algues parasites et appelées *Zoochlorelles*.

Parenchyme des Trématodes et des Cestodes. — Le parenchyme des Trématodes est constamment composé de cellules polygonales assez régulières, pourvues de noyau et séparées par une substance interstitielle résistante. Il est traversé par de nombreuses fibres musculaires dorso-ventrales.

La substance interstitielle liquide prend un grand développement chez les Cestodes, dont le corps est entièrement mou : il y a ainsi de nombreuses lacunes irrégulières.

Les éléments figurés sont : 1° des cellules isolées, ovales, fusiformes ou étoilées ; 2° des noyaux épars dans une couche granuleuse périphérique, qui envoie des traînées dans la substance interstitielle ; 3° des globules graisseux ; 4° des corpuscules calcaires abondants surtout dans les proglottis mûrs. Ils proviennent de la calcification de cellules conjonctives.

§ 4. — *Tube digestif.*

Le tube digestif fait complètement défaut chez les Cestodes. Nous n'avons donc à l'étudier que chez les Turbellariés et les Trématodes, où il est toujours dépourvu d'anus.

Il débute toujours par un *pharynx* exsertile, qu'on désigne

aussi sous le nom de trompe, et qui conduit dans un intestin simple ou ramifié.

Tube digestif des Turbellariés. — Parmi les Turbellariés, l'appareil digestif atteint son maximum de complication chez les *Triclades* (fig. 318). La bouche se trouve assez loin en arrière du milieu du corps . Elle donne accès dans une cavité spacieuse, la gaine du pharynx (comp. la fig. 319 D, *pph*). Le pharynx (*ph*), semblable à une trompe, est un tube allongé, horizontal, logé

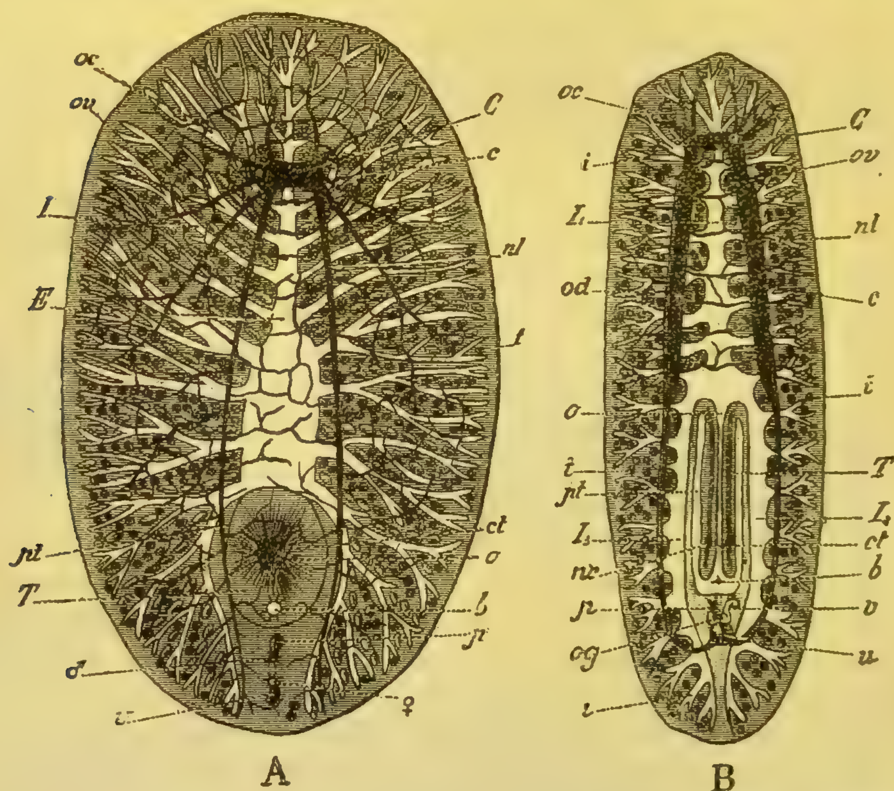


Fig. 316. — Schéma de l'organisation d'un Polyclade : E, estomac, ♂ et ♀, orifices mâle et femelle. Les autres lettres comme dans la fig. 318 (Lang).

Fig. 317. — Schéma de l'organisation d'un Triclade d'eau douce (Lang).

dans cette gaine, et pouvant faire saillie par l'orifice buccal. En arrière, il conduit dans un carrefour (fig. 317, *o*) où aboutissent les trois branches de l'intestin, une médiane, antérieure, les deux autres postérieures latérales, disposées symétriquement. Chez les Triclades marins (*Gunda*) (fig. 318) chacune de ces branches donne des diverticules latéraux simples, régulièrement disposés, en alternance avec les testicules et les cordons nerveux.

Ces diverticules deviennent chez les Triclades d'eau douce abondamment ramifiés et beaucoup plus irréguliers.

Le type, quoique homologue au fond, se modifie fortement

chez les *Polyclades* (fig. 316). Les deux branches postérieures du tube digestif se réduisent beaucoup en largeur, tandis que la portion correspondant au carrefour se dilate fortement et semble recevoir directement les canaux latéraux qui se jettent normalement dans les trois branches digestives ; il se constitue de la sorte un intestin central (estomac) avec de nombreuses arborescences dirigées de tous côtés : les trois branches principales sont encore reconnaissables dans les formes allongées (*Yungia*, *Thysanozoon*); mais le type devient tout à fait rayonné dans les genres élargis (*Planocera*) (fig. 320). Les canaux gastriques, très étroits, très ramifiés, traversent le corps horizontalement et sont parfois anastomosés, si bien que Lang a pu comparer cet appareil, qui pénètre dans toutes les parties du corps, au système gastrovasculaire des Méduses et des Cténophores.

La position de la bouche varie suivant les familles. En général, placée vers le milieu du corps, elle est très en avant chez les *Prosthiostomidés* et les *Euryleptidés*, plus en arrière chez quelques *Leptoplanidés*, et tout près de l'extrémité postérieure chez les *Cestoplanidés*.

Le pharynx, semblable à celui des Triclades chez les *Euryleptidés*, qui font la transition à divers égards, prend ordinairement un aspect tout différent (fig. 319 C). C'est un repli annulaire, lobé

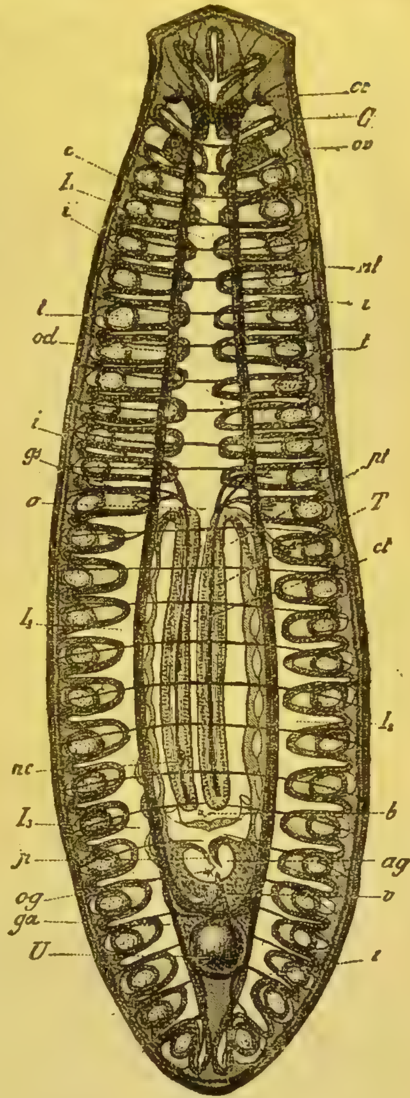


Fig. 318. — Schéma de l'anatomie de *Gunda segmentata*. — *b*, bouche ; T, trompe ; *ct*, cavité de la trompe ; *pt*, poche de la trompe ; *o*, orifice de la trompe dans l'intestin ; I_1, I_2, I_3, les trois branches principales de l'intestin ; *i*, leurs rameaux ; *gs*, glandes salivaires et leurs conduits. — C, ganglion cérébroïde ; *oc*, œil ; *nl*, grands nerfs longitudinaux ; *c*, commissures transversales ; *nc*, commissure circulaire de la trompe. — *t*, testicules ; *p*, pénis, faisant suite au réservoir séminal, et aux deux canaux déférents en forme d'entonnoirs ; *ov*, ovaire ; *od*, oviducte ; U, utérus ; *ga*, glande à albumine ; *v*, vagin ; *ag*, atrium génital ; *og*, orifice génital (Lang).

et disposé en rosette; son ouverture, annulaire, est en face des ouvertures qui font communiquer la cavité de la gaine avec l'extérieur et avec l'intestin : l'axe du pharynx est donc ici normal à la surface du corps.

Avec les *Rhabdocélides*, nous assistons à une grande simplification du tube digestif. Cet appareil est réduit à une seule branche médiane, au milieu de laquelle s'ouvre le pharynx.

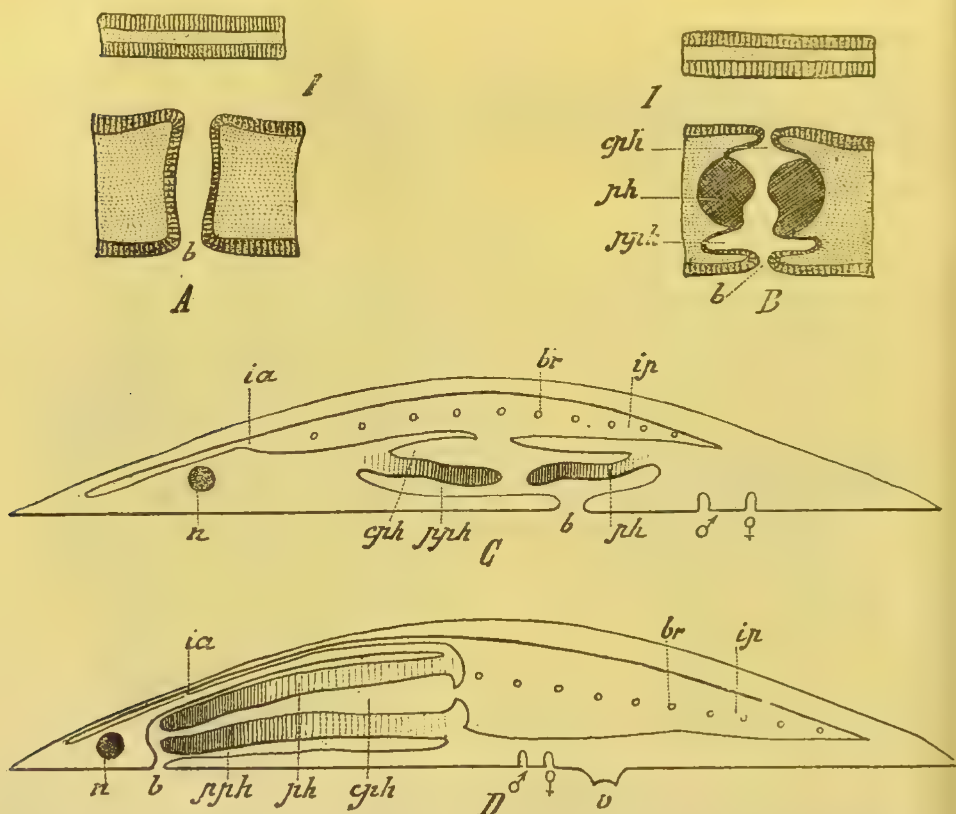


Fig. 319. — Schémas des diverses formes du pharynx chez les Turbellariés. A, *Microstomum;* B, *Mesostomum;* C, coupe sagittale de *Leptoplana*; D, *Prosthiostomum*: — I, intestin; *ia*, branche antérieure de l'intestin; *ip*, branche postérieure; *br*, orifices des branches secondaires; *ph*, trompe (pharynx); *cph*, cavité de la trompe; *pph*, poche de la trompe; *b*, bouche; *n*, centre nerveux; *v*, ventouse ventrale; ♂ et ♀, orifices génitaux (Lang).

De courtes branches latérales, rappelant celles de *Gunda*, se voient encore chez les *Alloiocèles* (*Monotus*), où le pharynx est encore semblable à celui des Triclades; mais elles disparaissent complètement chez les *Rhabdocèles* proprement dits. Le pharynx diminue aussi de complication dans ces derniers types, et même chez quelques Alloiocèles (*Plagiostomidés*). Il se réduit à un épais anneau musculaire autour de la bouche (*Mesostomum*) (fig. 319 B).

Il disparaît enfin à peu près complètement chez les *Microstomum* et les *Macrostomum* (fig. 319 A).

La dégénérescence du tube digestif atteint son dernier degré chez les *Acèles* (*Convoluta*, *Nadina*). La bouche persiste seule ; un tube court lui fait suite, sans parois propres, qui donne accès dans un tissu spongieux, formé de cellules ramifiées, et la nourriture chemine ainsi directement à travers tout le parenchyme.

Comme organes accessoires du tube digestif, on trouve constamment des *glandes salivaires* unicellulaires qui déversent leur contenu dans le pharynx. Elles peuvent être situées dans les parois du pharynx ou dans le parenchyme du corps ; dans ce dernier cas, elles sont pourvues de longs canaux excréteurs.

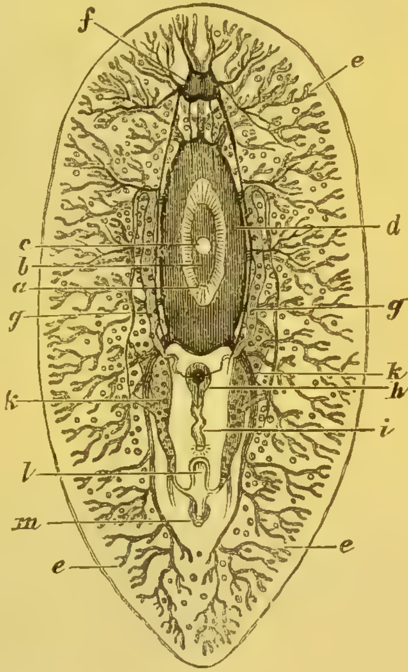


Fig. 320. — *Polycelis lævigatus*, Quatr. — *a*, bouche ; *b*, trompe ; *c*, orifice conduisant dans l'estomac, *d*; *e*, ramifications de l'intestin; *f*, ganglion cérébroïde ; *g*, spermiductes; *h*, vésicule séminale; *i*, cirre; *k*, oviducte; *l*, poche copulatrice ; *m*, orifice femelle. — Dans les lacunes du corps sont épars un grand nombre d'œufs (De Quatrefages).

Tube digestif des Trématodes. — Le tube digestif des Trématodes présente des états de différenciation dont le parallélisme, avec les divers stades observés chez les Turbellariés, est manifeste. La principale particularité consiste en ce que la bouche est presque toujours terminale ou au moins très rapprochée de l'extrémité antérieure.

Dans les larves de Distomes et chez plusieurs Distomes à l'état adulte (*D. lanceolatum*), le tube digestif se compose : 1° d'un pharynx musculeux, non exsertile (fig. 321); 2° d'un court œsophage qui ne tarde pas à se bifurquer. Les deux branches s'étendent ordinairement assez loin en arrière. C'est le tube digestif des Triclades, simplifié par la suppression de la branche médiane et des ramifications latérales. Ces dernières apparaissent chez le *Distomum hepaticum* (fig. 322); mais, à la différence de ce qui a lieu chez les Triclades marines, elles sont irrégulièrement ramifiées. Les arborescences se développent encore davantage chez les Polystomidés (*Tristomum*, *Polystomum*), dont le corps est très élargi et qui rappellent tout à fait les Polyclades. Il peut arri-

ver, par une exception singulière, que les deux grands canaux postérieurs se rejoignent en arrière pour former un cercle complet (*Gynæcophorus hæmatobius*, quelques *Tri-* et *Poly-stomidés*).

Inversement, un cas de réduction pareil à celui des Rhabdocèles se retrouve chez quelques formes simples (*Stichocotyle*, *Aspidogaster*), où l'intestin n'est plus qu'un sac impair ouvert en avant.

L'intestin disparaît complètement dans les genres *Amphilina*,

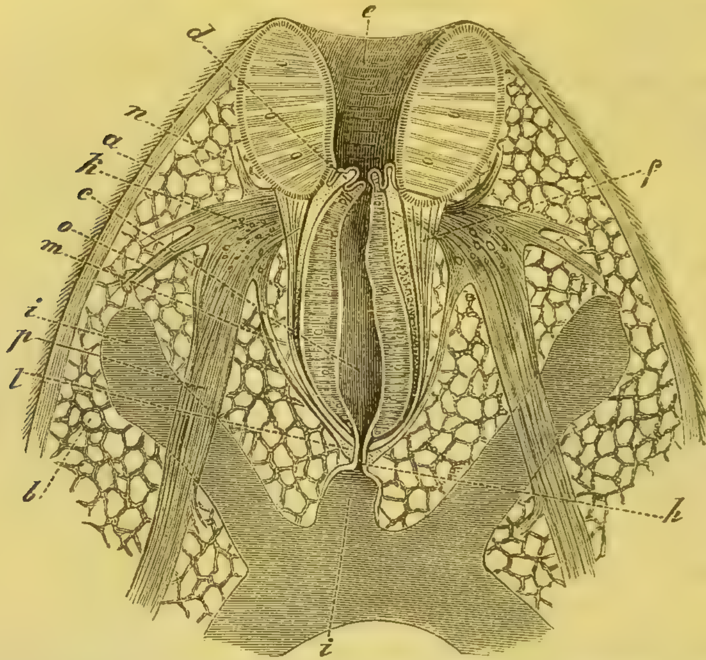


Fig. 321. — Coupe horizontale de la partie antérieure du corps de *Distomum hepaticum*, L. — *a*, couche musculo-cutanée avec son revêtement d'écailles; *b*, parenchyme; *c*, pharynx; *d*, repli semi-lunaire du vestibule de la bouche; *e*, ventouse buccale; *f*, muscle protracteur du pharynx; *h*, rétrécissement faisant communiquer le pharynx et l'œsophage, *i*; *k*, ganglion pharyngien supérieur; *l*, ganglion pharyngien inférieur; *m*, commissure latérale unissant ces deux ganglions; *n*, nerf antérieur; *o*, nerf postéro-externe; *p*, nerf postéro-interne (Sommer).

Amphiptyches, que les divers zoologistes ont rapprochés tantôt des Trématodes, tantôt des Cestodes. Nous les plaçons dans ce dernier groupe; car l'absence de tube digestif les fait ressembler à des proglottis. Mais la question présente peu d'intérêt, du moment qu'il s'agit incontestablement de formes de passage.

Suivant Kahane et Lang, il existerait dans ces formes et chez quelques autres *Cestodes* des rudiments d'appareil digestif. Un faisceau de glandes, qui chez *Amphilina* et *Tetrarhynchus* vient s'ouvrir à la partie frontale, représenterait très exactement les glandes salivaires des Trématodes et de certains Turbellariés parasites (*Gra-*



Fig. 322. — *Distomum hepaticum*, L; vu par la face ventrale et montrant le système nerveux et l'appareil digestif injecté. — A, ventouse orale; B, ventouse ventrale; C, poche du cirre; D, sinus génital; E, réservoir vitellin; F, contour de la glande coquillière. — *a*, bouche; *b*, pharynx; *c*, œsophage; *d*, cæcum intestinal; *e*, ses ramifications; *f*, ganglion pharyngien supérieur; *g'*, g. ph. inférieur; *h*, nerfs de la ventouse partant du ganglion supérieur; *k*, nerfs latéral; *l*, nerf de la poche du cirre; *m*, nerf de la ventouse ventrale (Sommer).

filla). De plus, chez *Anthocephalus* (Lang), *Tænia perfoliata* (Kahane) on retrouverait dans le scolex des muscles circulaires qui seraient les restes des muscles de la ventouse buccale des Trématodes.

§ 5. — *Appareil excréteur.*

L'*appareil excréteur* des Plathelminthes (1) est formé de canalicules abondamment ramifiés dans toutes les parties du parenchyme et même dans le tissu musculaire. Les fines branches de ce réseau se terminent par des culs-de-sac dont le fond est pourvu d'une forte flamme vibratile, ondulant dans la lumière du canal.

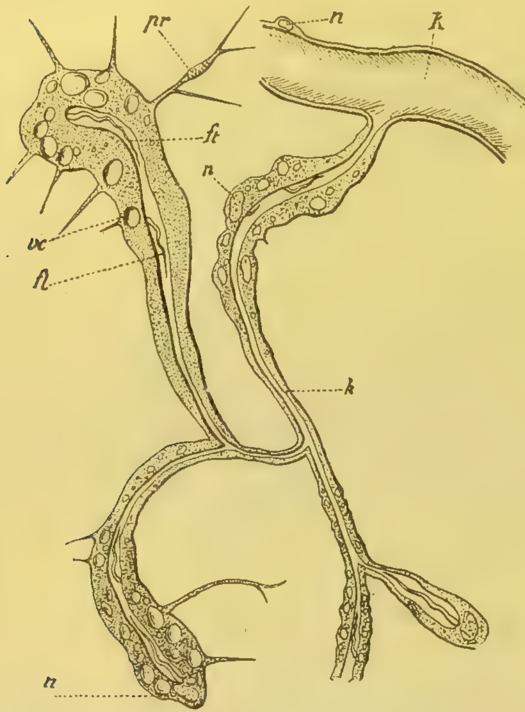


Fig. 323. — Portion de l'appareil excréteur de de *Thysanozoon Brochii*. — *k*, canal excréteur; K, canal collecteur; *ft*, flagellum terminal; *fl*, flagellum latéral; *n*, noyau; *vc*, vacuoles d'excrétion; *pr*, prolongements protoplasmiques internes des cellules excrétrices (Lang).

Découvert par Blanchard au moyen d'injections, il avait été considéré par cet auteur comme un appareil circulatoire; la grosse vésicule contractile était le cœur. La communication avec l'extérieur n'était pas une objection à cette manière de voir, surtout à cette époque où l'on croyait l'appareil circulatoire des Mollusques ouvert extérieurement.

Mais la présence des flammes vibratiles, la nature intracellulaire des canaux, et l'analogie frappante de cet appareil avec celui de certaines Annélides (Pontobdelle) prouvent définitivement que l'on est en présence d'un appareil excréteur.

Les troncs les plus gros, qui sont fréquemment anastomosés entre eux, se résolvent en capillaires, disposés en un réseau serré.

La paroi de ces tubes est distincte, mais extrêmement fine. Les noyaux y sont très rares : jamais on n'en voit plus d'un sur une

(1) Lang. *Arch. sc. phys. et nat.*, 3e sér., t. XII, 1884. — Fraipont. *Appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes*. A. B., t. I et II, 1880 et 1881.

coupe transversale, et il est impossible d'apercevoir les limites des cellules. Aussi doit-on considérer ces parois comme formées de cellules trouées et fusionnées (Lang). La lumière est donc *intracellulaire*. L'extrémité des culs-de-sac est formée par une cellule creuse, épaissie, pourvue de nombreuses vacuoles, et présentant vers l'extérieur des prolongements irréguliers (fig. 323). Près du noyau part une longue flamme vibratile (*fl*) qui ondule dans la lumière de la cavité. Il n'y a pas de pore mettant en communication l'intérieur du tube avec les espaces cœlomiques du parenchyme; le phénomène excrétoire se produit donc par suite de l'activité du protoplasma, et les vacuoles (*vc*) y jouent forcément un grand rôle (1).

Le rôle de la flamme vibratile est de mouvoir le liquide contenu à l'intérieur des tubes, mouvement qui est encore activé par d'autres fouets (*fl*) disposés de distance en distance sur des cellules latérales ayant les mêmes caractères que les cellules terminales (Lang, Zacharias).

La structure de cet organe est donc bien celle d'une glande profondément invaginée, plutôt que celle d'un réseau vasculaire.

Les pavillons vibratiles des Trématodes sont assez différents (Fraipont, Poirier). Les culs-de-sac sont clos par des cellules en forme de clapet ou de chapeau, avec un petit manche latéral. Un petit pore, percé dans l'entonnoir au-dessous du clapet, met celui-ci en communication avec les espaces intercellulaires du parenchyme remplis de liquide. Un long fouet vibratile est adapté au clapet.

La structure des pavillons vibratiles chez les Cestodes est sensiblement la même que chez les Trématodes, mais il y a encore doute sur la question de la communication entre les canalicules et les espaces intercellulaires. Fraipont admet l'existence d'un petit pore, que n'a pas trouvé Pintner. Il existe des flammes vibratiles assez fréquentes sur le trajet des canaux.

Appareil excréteur des Turbellariés (2). — C'est chez les *Triclades* que le système excréteur est le mieux connu (fig. 324 D). Le plus fréquemment, il se compose de deux troncs longitudinaux donnant de chaque côté des branches nombreuses. Ces canaux placés dorsalement débouchent au dehors par des canaux pelotonnés, aboutissant à des orifices (*œ*) assez irrégulièrement disposés. Chez la *Gunda segmentata*, chaque tronc latéral se dédouble, et les quatre canaux longitudinaux ainsi formés sont réunis par des branches

(1) Lang. Arch. sc. phys. et nat., 3e série, t. XII, 1884. — Fraipont. *Appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes*. A. B., t. I et II ; 1880, 1881.
(2) Francotte. A. B., t. II, 1881.

d'anastomoses nombreuses et irrégulières. En avant et en arrière, les canaux se terminent par une touffe arborescente ; chaque rameau présente à son extrémité un bouton vibratile, et on trouve de ces boutons jusque dans les parois épithéliales de l'intestin. Les orifices extérieurs sont disposés métamériquement.

L'appareil excréteur des *Polyclades* est encore mal connu. Lang a cependant constaté son existence. Celui des *Rhabdocèles* est au contraire bien étudié. Il présente un grand nombre de types montrant une réduction graduelle. Les deux branches principales

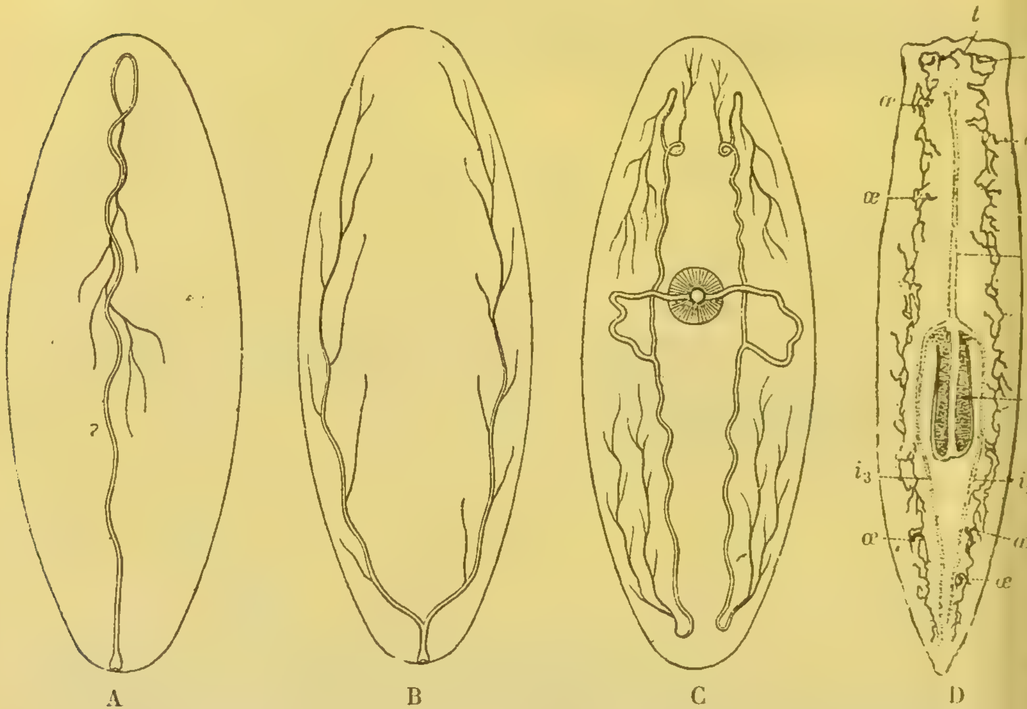


Fig. 324. — Schéma de l'appareil excréteur des Turbellariés. — A, *Stenostomum ;* B, *Prostomum ;* C, *Mesostomum ;* D, *Dendrocœlum : ph*, pharynx ; i_1, i_2, i_3, les trois branches de l'intestin ; *o*, œil ; *t*, branche transverse ; *œ*, orifices de l'appareil excréteur (A, B, C, d'après Graff ; D, d'après Jijima).

longitudinales peuvent se réunir en arrière pour s'ouvrir au dehors dans un orifice commun (*Vortex*, *Prostomum*) (fig. 324 B). Mais en général elles restent indépendantes, et s'ouvrent par des orifices situés à leur extrémité postérieure (*Gyrator*) ou plus souvent encore dans le sac pharyngien (fig. 324 C) (*Mesostomum*).

Enfin dans les cas les plus simples (*Stenostomum*) on ne trouve plus qu'une seule branche médiane ouverte en arrière (fig. 324 A).

Par une exception remarquable, le genre *Graffilla* présente, en avant du corps, deux vésicules s'ouvrant extérieurement par un canal, et recevant en avant et en arrière des vaisseaux très ramifiés.

Nous allons voir ces vésicules exister aussi chez certains Trématodes. Or les *Graffilla*, on le sait, sont parasites. Ainsi se confirme cette idée, énoncée plus haut, que les Trématodes sont des Turbellariés modifiés par le parasitisme.

Les *Acèles* sont dépourvues d'organes excréteurs, à moins que l'on ne considère comme tels des cellules isolées éparses dans le parenchyme et appelées *pulsatelles*. Ce sont des éléments vésiculaires, pourvus d'un noyau, et dont la vésicule est tapissée intérieurement de cils vibratiles.

Système excréteur des Trématodes. — La disposition voisine de celle qui vient d'être décrite chez *Graffilla* se reproduit souvent chez les Trématodes Polystomiens (*Epibdella Sciænæ*, *Pseudocotyle Squatinæ*, *Temnocephala*). Il existe en avant deux ampoules s'ouvrant séparément, et où débouchent des canaux qui s'étendent fort loin en arrière.

Mais ce n'est pas là le type le plus répandu chez les Trématodes. Ils possèdent d'ordinaire une seule vésicule musculaire, située tout près de l'extrémité postérieure, et recevant le contenu de deux canaux latéraux longitudinaux, diversement ramifiés. Ils se bifurquent quelquefois tout près de la vésicule, si bien que, chez le *D. clavatum*, il existe deux troncs distincts de chaque côté. Les branches secondaires s'anastomosent entre elles et forment dans le parenchyme et les couches musculaires un riche réseau d'étroits canalicules transparents à très minces parois.

La présence des pavillons vibratiles décrits plus haut paraît tout à fait générale. Fraipont les a trouvés dans plusieurs Polystomiens, chez les Distomiens, et même chez le *D. hepaticum* dont l'appareil excréteur (fig. 325) est assez différent du type ordinaire. Il se rapproche de celui du *Stenostomum*, et se compose d'une branche longitudinale unique (*g*) ouverte en arrière (*h*), dépourvue de vésicule et ramifiée de tous côtés.

En résumé le fait important qui résulte de cette étude, c'est que les trois formes d'appareil excréteur des Turbellariés sont représentées chez les Trématodes, et que la plus répandue dérive de la forme normale des Triclades par l'addition d'une vésicule contractile commune.

Appareil excréteur des Cestodes (1). — En étudiant les formes de Cestodes les plus voisines des Trématodes, Fraipont est arrivé à considérer comme primitif chez les Cestodes le type de système excréteur réalisé chez les *Ligulidés* et les *Caryophyllidés*. Chez ces animaux, une vésicule contractile existe à la partie posté-

(1) Pintner. Arb. Wien, t. IV, 1881.

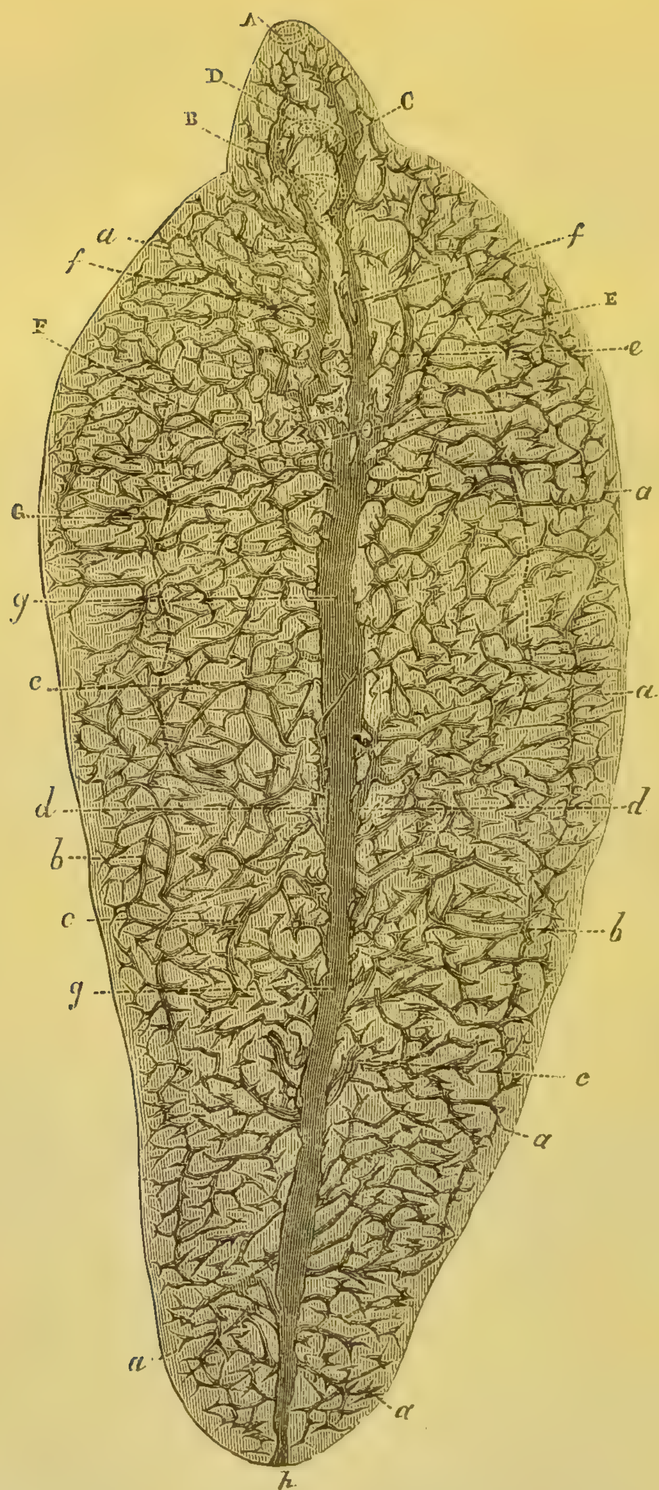


Fig. 325. — *Distomum hepaticum*, L., vu par la face supérieure, l'appareil excréteur injecté. — A, ventouse buccale; B, ventouse ventrale; C, poche du cirre; D, sinus génital; E, contour des conduits vitellins longitudinaux; F, contour des vaisseaux vitellins transversaux; *a*, *b*, *c*, réseau excréteur; *g*, conduit excréteur longitudinal impair, émettant latéralement des branches *d*, et se divisant en avant en branches parallèles longitudinales *e*, *f*; *h*, pore excréteur (Sommer).

rieure du dernier proglottis. Elle reçoit un assez grand nombre de gros canaux dirigés en avant, qui traversent tous les proglottis successifs jusqu'au scolex et qui s'anastomosent en émettant de nombreuses branches secondaires. (Nous avons déjà trouvé une tendance à la division des canaux longitudinaux chez divers Trématodes). Outre leurs anastomoses transversales, ces troncs communiquent entre eux dans le scolex par des branches transversales variables. Les branches secondaires issues de ce système donnent naissance à un réseau de très fins canalicules situés dans la portion externe du parenchyme. Les canalicules de ce réseau qui ne s'anastomosent pas avec d'autres se terminent après un trajet assez long par un entonnoir clos, à flamme vibratile. Ces entonnoirs se groupent parfois en fascicules arborescents.

Plusieurs des canaux longitudinaux se réfléchissent en arrière en arrivant dans le scolex; on peut donc distinguer, d'après le sens de la course du liquide, des canaux ascendants et des canaux descendants : ce sont surtout ces derniers qui envoient de nombreuses branches au réseau de canalicules. On trouve en tout dix à vingt-quatre canaux longitudinaux dans les familles précitées.

Ce schéma se modifie, d'après Pintner et Fraipont, par suite de plusieurs circonstances : 1° Si le dernier proglottis vient à tomber, la vésicule disparaît et chaque branche peut s'ouvrir extérieurement pour son compte ou bien rester close. Par exception, chez le *Tænia cucumerina*, avant la chute d'un proglottis, les canaux du proglottis précédent se rapprochent et il s'organise une nouvelle vésicule (Leuckart) ; 2° parfois, des ouvertures secondaires se forment sur les proglottis, principalement sur ceux qui avoisinent le scolex. Elles dépendent de canaux qui aboutissent à angle droit aux gros canaux longitudinaux descendants ; 3° enfin le nombre des canaux se réduit beaucoup chez les *Téniadés* (fig. 331, *b*, *t*), les *Tétrabothridés*, les *Tétrarhynchidés* (Fraipont, Pintner) et dans les genres *Duthiersia*, *Solenophorus* (Poirier). Il n'y a plus que quatre vaisseaux longitudinaux, qui tous aboutissent dans une vésicule postérieure ; cependant, d'après Poirier, il y aurait en outre dans le *Tænia solium* un système de deux autres paires de canaux superficiels indépendants des précédents, et communiquant entre eux seulement dans le scolex, au moyen d'anastomoses longitudinales et transversales.

Tout cet appareil excréteur des Cestodes, découvert depuis peu, est encore imparfaitement connu. Il est difficile à étudier par les injections, et presque invisible sur les coupes, surtout chez des animaux contractés par l'alcool.

La question se pose encore de savoir si une partie au moins de ce système de canalicules ne jouerait pas en outre chez les Cestodes le rôle d'appareil d'absorption et de circulation.

§ 6. — *Système nerveux.*

Système nerveux des Triclades. — Le système nerveux de *Gunda segmentata* (fig. 318) est très nettement métamérisé. Le cerveau (*c*) est très développé et présente deux renflements formant l'extrémité de deux chaînes nerveuses longitudinales; deux commissures transversales relient l'un à l'autre. La commissure antérieure est sensorielle (Lang) et envoie des nerfs aux yeux, aux tentacules et au bord antérieur du corps. La commissure postérieure est motrice. Entre les deux, se trouve un îlot de substance conjonctive, occupant le milieu du cerveau. Les deux cordons longitudinaux sont reliés par des commissures très régulièrement métamérisées, alternant avec les branches du tube digestif; de plus, dans chaque segment, un nerf latéral part des cordons, en face de la commissure, et va se perdre dans les téguments. Vers le milieu du corps, deux nerfs importants, issus des cordons, vont à la trompe et sont unis à l'intérieur de cet organe par des commissures circulaires (*ct*); enfin les deux cordons se réunissent en arc de cercle à la partie postérieure du corps. Le système nerveux périphérique se réduit à un nerf marginal qui fait tout le tour du corps sur la face ventrale. La disposition typique de *Gunda* se retrouve chez les *Triclades* d'eau douce (fig. 317) : les commissures transversales sont encore assez régulières, mais déjà apparaissent des commissures obliques, disposées aussi parfois avec régularité. Le cerveau diminue d'importance et n'est plus, bien visiblement, qu'une portion renflée des cordons, avec des commissures transversales soudées. Il est impossible d'y distinguer une partie motrice et une partie sensorielle. De plus, les cordons longitudinaux ne se rejoignent ordinairement pas en arrière (exception : *Planaria Limuli*). Les branches latérales des commissures se ramifient et s'anastomosent.

Les Triclades d'eau douce à tube digestif fortement ramifié nous conduisent directement aux *Polyclades* (fig. 316). Le système nerveux se compose toujours d'une portion cérébrale (*c*), semblable à celle des Triclades, et placée soit à la partie antérieure (formes allongées), soit vers le milieu du corps. Du cerveau, qui est volumineux, partent un assez grand nombre de nerfs rayonnant dans toutes les directions. Deux d'entre eux, plus volu-

mineux, les deux *nerfs ventraux postérieurs* (*nl*), se dirigent parallèlement en arrière en côtoyant la portion centrale du tube digestif : ils représentent les cordons longitudinaux des autres Turbellariés, et sont d'autant plus considérables que l'animal est plus allongé et se rapproche davantage des Triclades (*Proceros*, *Thysanozoon*). Outre ces deux cordons on peut encore distinguer deux autres paires de cordons longitudinaux : les uns sont latéraux et les autres dorsaux. Tous ces nerfs sont réunis par des commissures irrégulières, fournissant des branches anastomosées. Dans les espèces élargies, ce système forme, dans son ensemble, un réseau autour du cerveau. Les nerfs rayonnent de ce dernier, tandis que les commissures figurent alors des cercles concentriques ; le premier cercle, le plus rapproché du cerveau, est presque parfait. Les filets issus de ce premier réseau, et aussi des grands nerfs longitudinaux, vont se mettre en connexion avec un autre réseau à mailles polygonales beaucoup plus fines, qu'on rencontre dans tout le tégument, mais surtout dans la trompe et dans la ventouse. Le premier réseau à larges mailles est, pour Lang, d'origine ectodermique, comme le cerveau ; le second (système nerveux mésenchymateux), qui a été vu seulement chez les Triclades terrestres et quelques formes d'eau douce, serait mésodermique. Mais cette assertion n'est pas prouvée. Le rôle de ce dernier réseau est l'innervation des muscles tégumentaires qu'il pénètre dans toutes leurs parties.

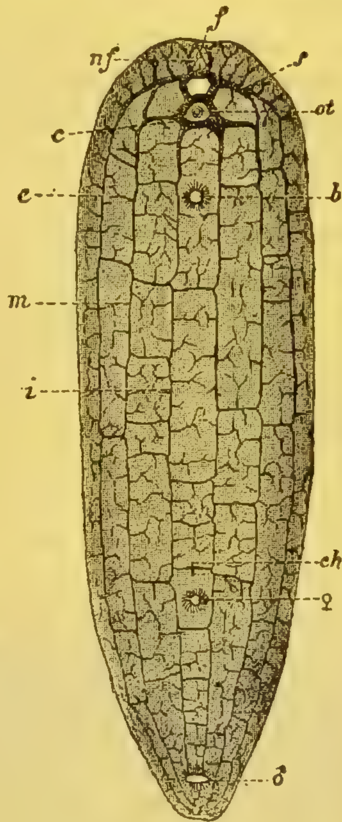


Fig. 326. — *Convoluta Schultzii*, après traitement au chlorure d'or. — *b*, bouche ; *c*, cerveau ; *s*, renflement supérieur du système nerveux central ; *f*, organe frontal ; *nf*, son nerf ; *ot*, otolithe ; *e*, *m*, *i*, nerfs longitudinaux externe, moyen et interne ; *ch*, conduit chitineux du réservoir spermatique ; ♂ et ♀, orifices génitaux mâle et femelle (Delage).

Les *Alloiocèles* font la transition des Triclades aux *Rhabdocèles*. Leur système nerveux est très voisin de celui des Triclades et présente encore de nombreuses commissures transversales. Parmi les *Rhabdocèles*, le *Mesostomum* n'a plus qu'une commissure derrière la bouche : il se constitue ainsi un large anneau œsophagien

qui n'est pas, bien évidemment, l'homologue de celui des Annélides. Les nerfs latéraux issus des deux cordons sont encore disposés régulièrement.

Le système nerveux des *Acèles* (*Convoluta*) paraît se rapprocher beaucoup plus de celui des Triclades que de celui des Rhabdocèles (fig. 326). Les ganglions cérébroïdes (*c*) sont en effet divisés en deux masses bilobées, l'une antérieure, l'autre postérieure, mais ces deux parties ne sont pas aussi rigoureusement distinctes dans leurs fonctions que celles des *Gunda*, et elles semblent cumuler le rôle sensitif et le rôle moteur. Les filets longitudinaux sont au nombre de six paires; la paire externe part des ganglions antérieurs, la paire interne des postérieurs, la paire moyenne des deux à la fois. De nombreuses commissures relient ces six nerfs, et les filets qui en sont issus aboutissent à un riche plexus interstitiel (Delage).

Enfin, chez quelques Rhabdocèles parasites (*Graffilla*), le système nerveux est fort réduit. Lang y a décrit un cerveau granuleux, et Ihering a découvert des cellules fusiformes sous-cutanées, certainement nerveuses.

Système nerveux des Trématodes. — Les Trématodes vont nous fournir une série, où la différenciation suit une marche parallèle à celle que nous venons d'observer chez les Turbellariés. Les *Distomes* se rapprochent d'une manière générale des Polyclades, mais de grandes différences existent entre les diverses espèces. Chez le *Distomum clavatum* on trouve un cerveau réduit, deux forts cordons longitudinaux reliés par des cercles complets disposés avec une certaine régularité, et deux autres cordons plus grêles partant également du cerveau et descendant parallèlement aux premiers (Poirier).

Dans le *Distomum isostomum*, et le *Tristomum molæ*, le nombre des cordons longitudinaux est de six, tous égaux, réunis par des commissures transversales formant des cercles irréguliers et parfois incomplets.

Enfin dans les *D. nigroflavum* et *D. hepaticum*, une seule des trois paires de cordons se développe; les autres restent courts et grêles, et se rendent à la ventouse ou à la partie antérieure du corps; les commissures transversales ont disparu (fig. 322).

Les ventouses sont toujours très richement innervées, et assez généralement entourées par un anneau nerveux complet; des renflements ganglionnaires se montrent presque constamment dans le voisinage, soit sur les cordons principaux, soit sur des nerfs secondaires issus de ceux-ci.

Système nerveux des Cestodes. — Le système nerveux des

Cestodes, étudié avec soin par Niemiec, est, au moins chez les *Téniadés*, les mieux connus à cet égard, extrêmement compliqué (fig. 327). Sa partie centrale, située dans le scolex, a la forme d'un anneau, innervant les crochets, et présentant huit petits ganglions; chacun d'eux donne naissance à un nerf dirigé en arrière. Les deux nerfs latéraux (*b*) se rejoignent bientôt en un ganglion (*c*) qu'on peut appeler le *ganglion latéral*. Les deux ganglions latéraux sont unis par une commissure transversale, qui porte en son centre un gros ganglion (*d*), le *ganglion central*.

L'ensemble, *cdc*, a reçu de Niemiec le nom de cerveau.

Les ganglions latéraux donnent chacun naissance à trois nerfs (*e*, *f*) dirigés en arrière, dont l'un (*e*) est fort volumineux.

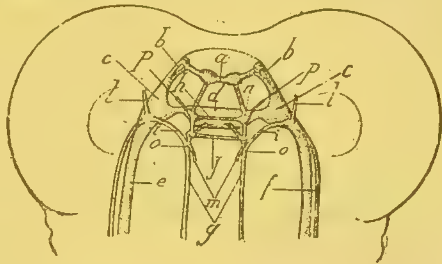


Fig. 327. — Schéma du système nerveux central de *Tænia saginata*, Goeze. Moitié inférieure ou ventrale. — *a*, anneau nerveux; *b*, nerfs latéraux; *c*, ganglion latéral; *d*, ganglion central; *e*, cordon nerveux principal; *f*, cordons latéraux accompagnant le cordon principal; *g*, nerfs dorsaux; *h*, branche commissurale supérieure des nerfs dorsaux; *i*, commissure unissant au ganglion latéral le nerf dorsal; *j*, branche commissurale inférieure des nerfs dorsaux; *l*, nerf acétabulaire partant du ganglion latéral; *m*, nerfs acétabulaires partant des nerfs dorsaux; *n*, ganglion supérieur; *o*, ganglion inférieur des nerfs dorsaux (Niemiec).

Les quatre autres ganglions de l'anneau donnent également naissance à quatre nerfs dont deux dorsaux et deux ventraux (*g*). Au niveau du ganglion central, les deux nerfs de chaque face sont unis par une commissure transversale (*h*), et aux points de rencontre, se trouvent deux petits ganglions (*n*). Enfin, un peu plus bas, se trouve sur chaque nerf un petit ganglion d'où partent: 1° une commissure transversale allant d'un nerf à l'autre (*j*); 2° un connectif allant au ganglion latéral (*i*); 3° un autre allant au ganglion central. Cet ensemble est la commissure polygonale.

Il résulte de là que dix nerfs traversent tous les anneaux, à savoir : 3 paires latérales, 1 dorsale, 1 ventrale. Suivant Hamann, les nerfs latéraux disparaîtraient dans les proglottis mûrs.

§ 7. — *Organes des sens.*

Organes de la vue. — Des organes que, d'après leur structure, on doit considérer comme des yeux, se rencontrent chez la plupart des Turbellariés et chez quelques Trématodes ectoparasites.

Il ne saurait en exister évidemment chez les Plathelminthes endoparasites, les Trématodes et les Cestodes. Tout au plus en trouve-t-on exceptionnellement à certains stades libres du développement.

Dans tous les cas où le développement de ces organes a été étudié, il est prouvé qu'ils proviennent de l'ectoderme; mais ils sont toujours clos et enfoncés dans le parenchyme. Ils sont localisés sur la face dorsale, et à la partie antérieure du corps.

Chez la plupart des *Rhabdocèles* (*Mesostomum*), les yeux sont réduits à des taches pigmentaires placées sur le cerveau : rarement il s'y ajoute un corps réfringent.

Chez les *Triclades*, les *Polyclades* et les Trématodes apparaissent des organes mieux différenciés. Chaque œil est une coupe pigmentée, à l'intérieur de laquelle se trouvent des cellules rétiniennes en relation avec un filet nerveux ganglionnaire. Les cellules rétiniennes se terminent par des bâtonnets hyalins qui remplissent en partie la cavité de la coupe, et dont l'ensemble agit, semble-t-il, comme une sorte de cristallin.

Le nombre des yeux n'a rien de constant. Chez les *Triclades*, on en trouve ordinairement deux, situés en avant sur la face dorsale, ou un grand nombre le long du bord antérieur du corps. Les *Polyclades* en possèdent un très grand nombre : on en trouve toujours un groupe sur le cerveau et un autre sur les tentacules, mais fréquemment aussi il s'en ajoute plusieurs le long du bord antérieur. Les *Rhabdocèles* en ont deux ou quatre situés sur le cerveau (Lang, Böhmig, C. Vogt, etc.).

Organes de l'ouïe. — Les organes de l'ouïe sont peu répandus. On les a décrits chez les *Monotus* et les *Convoluta* (fig. 326, *ot*). C'est un otocyste impair et volumineux, situé sur le cerveau et constitué par une vésicule absolument anhyste renfermant une seule otolithe.

Organes tactiles. — Toute la surface du tégument est sensible chez les Turbellariés. Lang et Jijima ont découvert chez ces animaux un riche plexus nerveux sous-cutané; les cellules tactiles sont terminées par des soies rigides et sont abondantes en particulier le long des bords du corps, surtout en avant, et sur les *tentacules*. Ces derniers organes reçoivent des nerfs ganglionnaires volumineux. La présence et la place de ces appendices est utilisée pour la classification. Ils sont fréquents chez les *Polyclades*, plus rares chez les *Triclades* et les *Rhabdocèles*.

Un certain nombre de Rhabdocèles, formant la famille des *Proboscididés*, possèdent un organe sensoriel remarquablement développé et qu'on désigne sous le nom de *trompe*. On sait que chez

divers Turbellariés la partie antérieure du corps est très mobile et même rétractile. Or, chez les *Macrorhynchus* et les genres voisins, existe une invagination du tégument en forme de sac ouvert par un pore rétréci. Des muscles rétracteurs relient le fond de cette cavité à une enveloppe résistante. Cette trompe peut se dévaginer à volonté; elle est riche en terminaisons nerveuses (Graff). On a été tenté d'y voir la première indication de cet appareil tactile et défensif que nous trouverons si développé chez les Némertes. C'est au même genre de formation qu'il faudrait rattacher, suivant Delage, l'*organe frontal* des *Convoluta* formé d'un groupe de petites papilles, entourant un poil assez long, à extrémité renflée. Cet ensemble est en connexion très nette avec le système nerveux cutané, et est sans doute un organe de tact.

Fossettes vibratiles. — On ne sait si c'est à l'odorat ou au goût que l'on doit rattacher les fossettes vibratiles assez communes dans les Plathelminthes et consistant en une involution des téguments tapissée d'épithélium vibratile.

Ces fossettes ne sont pas rares chez les Turbellariés. On en trouve une paire de chaque côté de la portion antérieure du corps; chez divers *Rhabdocèles* et chez les *Triclades*, ces fossettes sont remplacées par des plages fortement ciliées auxquelles aboutissent des nerfs volumineux. Il semble évident que ces organes sensoriels peu distincts sont homologues des fossettes ciliées que nous décrirons chez les Némertes, et qui, précisément dans les types inférieurs, sont de simples invaginations à peine différenciées.

§ 8. — *Organes génitaux.*

Les Plathelminthes sont tous hermaphrodites, Cette règle ne présente qu'une exception connue, celle du g. *Bilharzia*, où le mâle loge constamment sa femelle dans un canal formé par l'enroulement en gouttière des bords de la face ventrale (fig. 328). On a cru longtemps que certains Rhabdocèles avaient les sexes séparés, mais Rywosch a démontré récemment que, chez le *Microstomum lineare*, les organes génitaux apparaissaient successivement : les organes mâles ne se montrent qu'après que les organes femelles ont disparu. Ce fait avait déjà été constaté pour un assez grand nombre de Turbellariés.

Il existe d'autres formes chez lesquelles la séparation des sexes est réalisée physiologiquement par suite de l'atrophie de l'un ou l'autre des appareils. Ces exceptions s'expliquent donc tout naturellement et on peut dire que tous les Plathelminthes sont typiquement hermaphrodites.

La place des orifices génitaux présente une certaine importance : 1° chez les *Triclades*, les TRÉMATODES et les CESTODES, les organes mâles et femelles débouchent dans un atrium commun; il n'y a donc qu'un seul orifice. L'atrium peut même disparaître sans que les deux orifices soient pour cela séparés. L'ouverture commune est située derrière la bouche chez les *Triclades* et les TRÉMATODES, en général cependant assez près. Chez les CESTODES, le pore génital est tantôt situé sur le côté du proglottis (Cestodes tétramères), tantôt sur une des faces du proglottis, près du bord postérieur (Cestodes dimères, quelques Téniadés); 2° les *Polyclades* et les *Acèles* ont les ouvertures génitales séparées et toujours situées derrière la bouche; l'orifice mâle est toujours en avant de l'orifice femelle. Il y a exception pour les genres *Stylochus* et *Styloplana*.

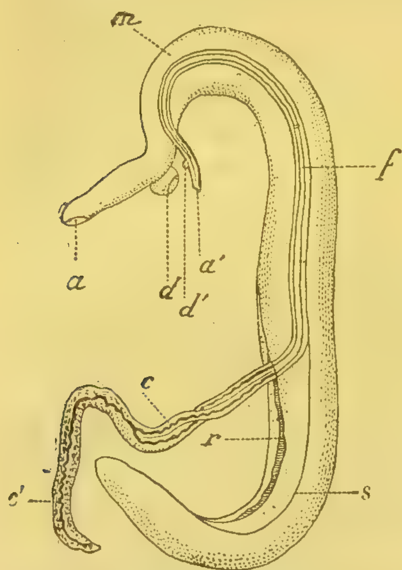


Fig. 328. — *Bilharzia hæmatobia.* — Le mâle, *m*, est enroulé de façon à former une gouttière ventrale, le *canal gynécophore*, *r*, où se loge la femelle, *f*. Les deux extrémités de celle-ci sont libres et pendantes : *a*, ventouse buccale du mâle ; *d*, sa ventouse ventrale ; *a'*, *d'*, les mêmes organes chez la femelle ; *c*, branches intestinales, se réunissant en arrière (*c'*) en un cul-de-sac ; *s*, fond du canal (BILHARZ).

Les Rhabdocélidés ont en général une ouverture commune, sauf les *Macrostomidés*.

A. — ORGANES GÉNITAUX FEMELLES.

Les organes génitaux femelles se présentent dans toute la série des Plathelminthes avec une remarquable uniformité. Ils offrent une extrême complication. Les particularités essentielles, qui mettent le groupe des Plathelminthes tout à fait à part à ce point de vue, résultent d'une division du travail physiologique poussée plus loin que dans la plupart des autres animaux inférieurs.

Fréquemment, en effet, la glande qui sécrète les éléments génitaux est divisée en deux parties. L'une, l'ovaire proprement dit ou *germigène*, produit les ovules qui seront fécondés et subiront la segmentation ; l'autre, le *vitellogène* ou *deutoplasmigène*, sécrète des éléments qui entrent en dégénérescence; ils seront enveloppés dans la coque avec le germe et employés simplement à nourrir ce dernier.

Ces deux sortes de glandes sont très vraisemblablement des portions différenciées d'une même glande. Chez certains Polyclades, le même ovaire peut produire ici des ovules, là des cellules vitellines. Ces dernières sont, comme chez les Mollusques, des ovules primitivement identiques à ceux qui se développent et seront fécondés. Les vitellogènes sont donc, à l'origine, des follicules ovariques ordinaires. Plus tard il s'établit une division du travail, d'abord entre les diverses portions d'une même glande, puis, dans le cas général, entre des glandes situées dans les diverses régions du corps. Parmi tous les ovaires épars, deux seulement auraient conservé la propriété de produire des ovules proprement dits; les autres donneraient des éléments chargés de granulations vitellines, incapables d'être fécondés, mais homologues cependant au point de vue morphologique aux cellules génitales. Le vitellogène serait alors simplement une portion de l'ovaire. Cette théorie, qui semble la plus acceptable, est encore appuyée par ce fait que, chez les Triclades, les germigènes et les vitellogènes sont tout à fait identiques dans le jeune âge.

Appareil femelle des turbellariés. — Typiquement, trois glandes servent à former l'œuf des Turbellariés (fig. 329) : 1° les germigènes (*o*), qui donnent l'ovule proprement dit ; 2° les vitellogènes (*gv*), qui fournissent la nourriture nécessaire au développement de l'ovule; 3° la glande coquillière, qui forme une enveloppe autour du germe et de son vitellus et limite chaque œuf individuellement. Ces trois glandes débouchent dans un *ootype* ou réservoir commun. Ce dernier communique avec l'extérieur par un conduit, qui tantôt sert uniquement à l'abduction des œufs, tantôt au contraire reçoit le pénis, sert ainsi à la copulation et mérite le nom de *vagin* (*v*). Ils est alors revêtu d'une épaisse couche musculaire et fréquemment il est accompagné d'un *réceptacle séminal* (*rs*) où se conserve le sperme après l'accouplement.

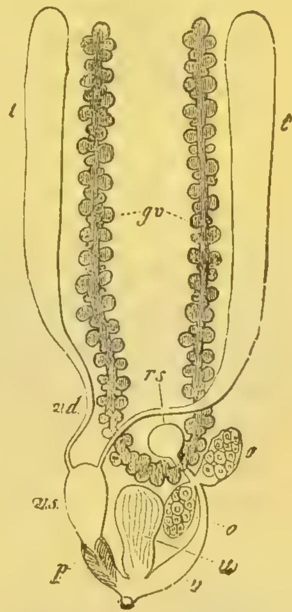


Fig. 329. — Appareil génital de *Vortex viridis*. — *t*, testicule ; *vd*, canal déférent; *vs*, vésicule séminale ; *p*, pénis ; *o*, germigène ; *gv*, vitellogène ; *v*, vagin ; *rs*, réceptacle ; *u*, utérus (Max Schultze).

Chez les *Triclades*, les germigènes consistent en deux ovaires symétriques, situés très souvent non loin du cerveau, et d'où naissent deux longs oviductes, qui vont s'ouvrir tout à fait en arrière dans l'ootype. Les vitellogènes, au lieu d'aboutir directement dans ce dernier, débouchent par de nombreux orifices tout le long des oviductes, et doivent ainsi être considérés comme des follicules stérilisés de l'ovaire. Dans l'ootype, à côté de la glande coquillière, débouche une large poche où les œufs séjournent après avoir été fécondés. C'est un utérus. Nous l'avons vu, le vagin et

l'organe copulateur mâle ont, chez les *Triclades*, un orifice commun (*Monogonopora*). Tout indique que l'ootype ne reçoit jamais l'organe copulateur d'un autre individu. Il y aurait autofécondation interne.

Chez les *Polyclades*, les germigènes et les vitellogènes ne sont pas distincts ; il existe une grande quantité d'ovaires disséminés dans le parenchyme de tout le corps ; leurs conduits abducteurs se réunissent en branches de plus en plus fortes, et aboutissent dans deux oviductes longitudinaux, confluant parfois en avant sur la ligne médiane, mais aboutissant toujours en arrière à un ootype où débouchent aussi la glande coquillière et un utérus (ou une vésicule séminale). Le vagin débouche au dehors par un orifice indépendant de l'appareil mâle (*Digonopora*). Il sert réellement à la copulation, et reçoit le pénis d'un autre individu. Il n'y a plus autofécondation et l'accouplement est nécessaire pour opérer la reproduction.

Le phénomène de réduction que les *Rhabdocélides* présentent par rapport aux Triclades dans l'ensemble de leurs organes se retrouve dans l'appareil génital femelle : les glandes sont réduites en nombre, mais augmentent relativement de volume. Dans la plupart des *Rhabdocèles* et des *Alloiocèles*, les germigènes et les vitellogènes sont distincts. Il existe généralement deux germigènes, petits, sphériques ou allongés, et débouchant par un ou deux conduits dans l'ootype, qui reçoit aussi par deux conduits, rarement un seul (*Prorhynchus*), les produits des vitellogènes. Ces derniers sont des organes pairs, ramifiés et lobés, parfois anastomosés en réseau. Il existe généralement deux utérus communiquant avec l'ootype par un canal transversal, aboutissant à peu près au milieu de l'utérus. D'après Vogt et Yung, les embryons vivants sortent dans certains cas (*Mesostomum*) de l'utérus, non pas par l'ouverture génitale, mais par les parois du corps qu'ils perforent dans tous les sens.

Chez quelques Rhabdocèles, les fonctions de germigène et de vitellogène sont réunies sur un même organe (*Macrostomidés*, *Microstomidés*).

La réduction est poussée chez les Alloiocèles et les Acèles jusqu'à la suppression complète des conduits génitaux : les œufs formés dans deux ovaires traversent le parenchyme du corps, pour arriver à l'ouverture génitale femelle qui, chez les Acèles, est distincte de l'orifice mâle (fig. 326, ♂ et ♀).

Appareil femelle des Trématodes. — L'appareil femelle des Trématodes constitue un type un peu différent de celui que nous venons d'étudier, il est assez constant dans toute l'étendue du groupe.

L'ovaire est toujours *unique*, tantôt simple (globuleux ou cylindrique), tantôt ramifié (*Distomidés*). Le germiducte (fig. 330, *a*, *b*) aboutit dans un ootype étroit, renflé en vésicule (*h*) (*Polystomidés*, *Distomidés*). Il reçoit en même temps les vitelloductes (*c*, *d*, *e*) émanés, des deux vitellogènes abondamment ramifiés, et dont les parties glandulaires sont de petites vésicules éparses d'une extrémité à l'autre du corps. Jusque-là, il y a une grande analogie

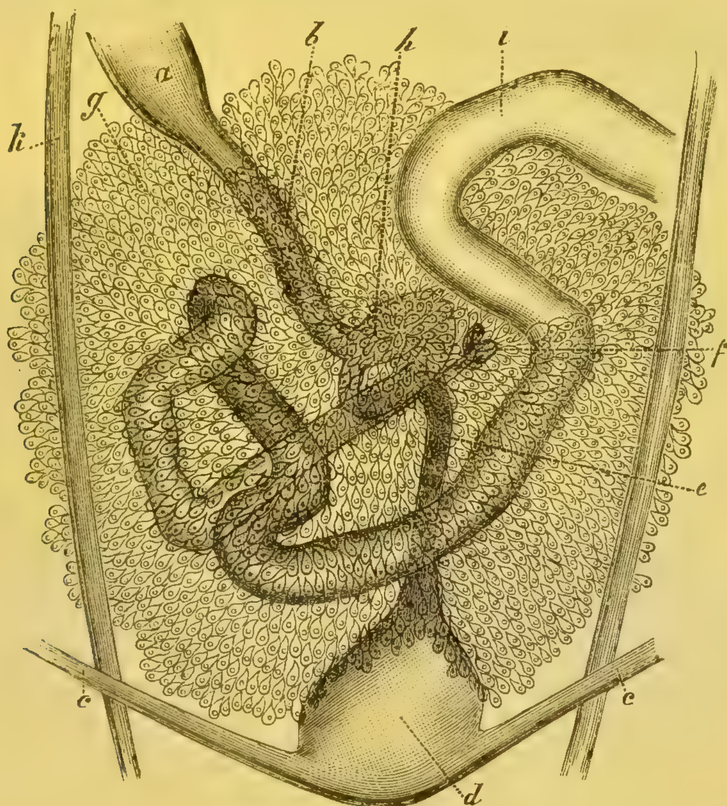


Fig. 330. — Mode d'union des parties de l'appareil génital femelle de *Distomum hepaticum*, L. (Gr. : 185 diam.). — *a*, *b*, germiductes ; *c*, canaux vitellins transversaux ; *d*, réservoir vitellin ; *e*, vitelloducte ; *f*, canal de Laurer ; *g*, glande coquillière ; *h*, point (ootype) où se réunissent les germiductes et le vitelloducte, et où commence l'utérus ; *i*, premier repli de l'oviducte se dégageant de la glande coquillière ; *k*, canaux déférents (Sommer).

avec ce que nous avons vu, chez les *Rhabdocèles* notamment. Mais à partir d'ici commencent les divergences. De l'ootype, les œufs passent dans un long utérus (*i*), à nombreuses circonvolutions, qui vient s'ouvrir en avant du corps et sert de vagin (fig. 335, *i*, *k*). Parfois la portion externe de ce canal est renflée, élargie et devient un vagin différencié. Mais il existe encore un organe *qui n'a certainement pas d'homologue* chez les Turbellariés : c'est un canal découvert en 1830 par Laurer, chez l'*Amphistomum conicum*. (fig. 330, *f*). Il part de l'ootype, près du point où débouchent la

glande coquillière et l'utérus, et va s'ouvrir à l'extérieur sur la face dorsale après un court trajet. On l'a trouvé chez tous les *Distomiens* et chez plusieurs *Polystomiens* (*Axine*, *Trochopus*, etc.). Le rôle de ce canal a prêté à de nombreuses controverses. Von Siebold (1836) croyait qu'il partait d'un des testicules et mettait en communication directe les appareils mâle et femelle d'un même individu, permettant ainsi l'autofécondation interne. Stieda (1867 et 1871) montre successivement chez le *Distomum hepaticum* et l'*Amphistomum conicum*, que ce canal s'ouvre au dehors, et le considère comme un vagin. Cette opinion est admise par Blumbey. Sommer

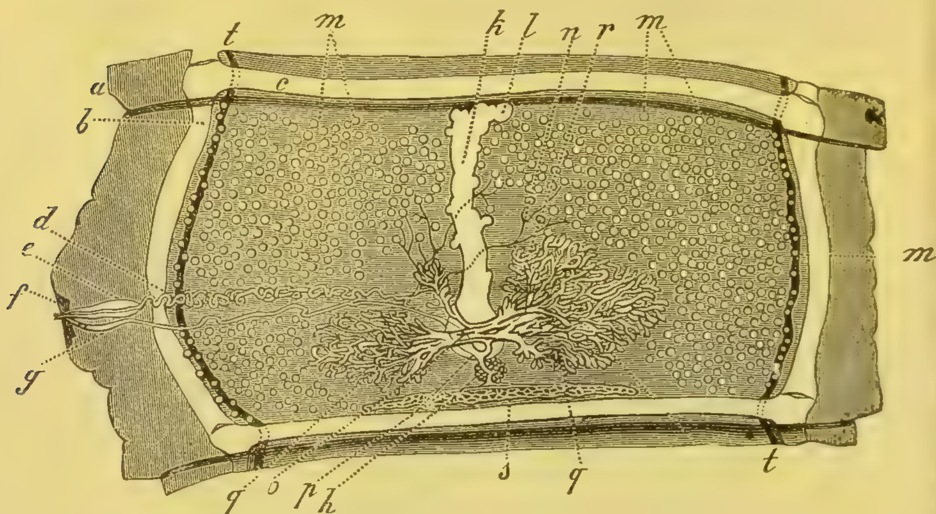


Fig. 331. — Anneau de *Tænia solium* L, vu par la face ventrale. — *a*, bord postérieur de l'anneau précédent ; *b*, *t*, canaux excréteurs longitudinaux ; *c*, anastomose transversale ; *d*, canal déférent ; *e*, poche du cirre ; *f*, fossette marginale ; *g*, vagin ; *h*, corps de Mehlis [dilatation musculaire de l'oviducte, d'après Moniez ; glande coquillière de Sommer] ; *k*, utérus ; *m*, vésicules testiculaires ; *n*, traînées spermatiques ; *o*, réservoir spermatique ; *p*, anse de l'oviducte ; *q*, les deux germigènes ; *r*, germiductes ; *s*, vitellogène (Sommer).

(1880) émet l'opinion que c'est un canal de sûreté servant à l'évacuation du trop-plein des glandes génitales. Enfin Poirier (1885) se rallie à l'opinion de Sommer et montre que l'on y rencontre toutes les sortes d'éléments génitaux à divers degrés de développement : les spermatozoïdes y arrivent graduellement par le pénis, le cloaque, l'utérus et l'ootype ; ils attendent dans ce canal la maturité des œufs. Il y a par suite autofécondation interne. On peut d'ailleurs établir que le canal de Laurer ne peut servir de vagin, car il est beaucoup trop étroit pour recevoir le pénis qui, du reste, n'est pas exertile.

Appareil femelle des Cestodes. — L'appareil génital femelle des Cestodes (fig. 331) reproduit dans ses parties essentielles

celui des Trématodes. Il offre à considérer : 1° les germigènes ; 2° les vitellogènes ; 3° la glande coquillière ; 4° l'ootype ; 5° le vagin ; 6° le réceptacle séminal.

Étudions d'abord les *Tænia ;* on y trouve trois lobes ovariens : deux sont symétriques (*q*, *q*), le troisième impair (*s*). Sommer considérait les premiers comme des germigènes, le second comme un vitellogène. Leuckart leur donnait des fonctions inverses. D'après

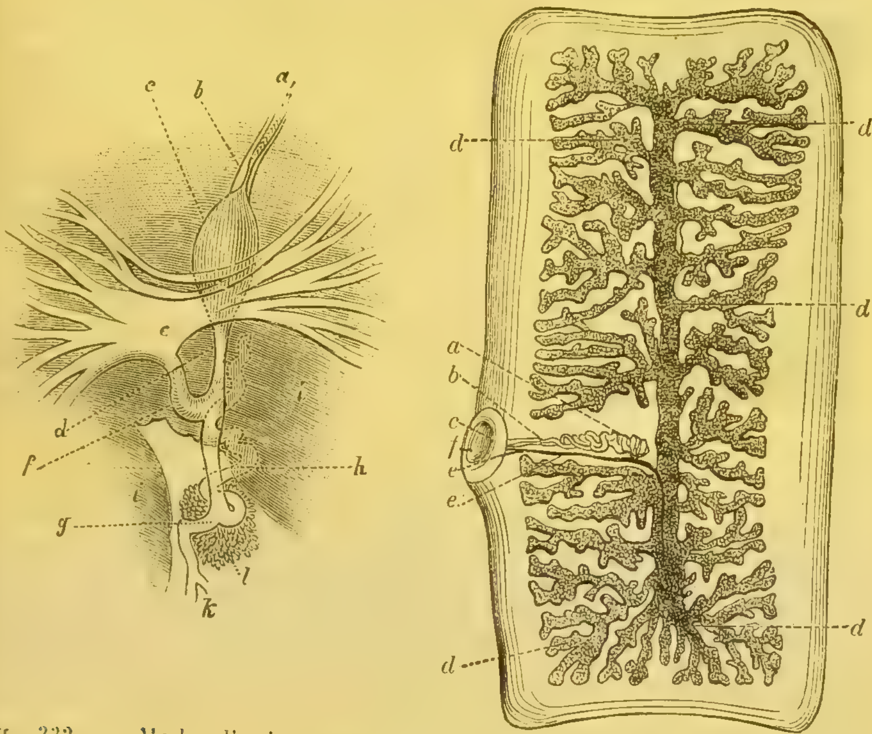


Fig. 332. — Mode d'union des parties de l'appareil génital femelle de *Tænia saginata*, Gœze. Anneau 781, vu par la face inférieure. Gr. : 540 diam. — *a*, *b*, vagin ; *c*, réservoir séminal ; *d*, son conduit ; *e*, canal réunissant les deux lobes latéraux de l'ovaire ; *f*, germiducte du vagin ; *g*, *h*, anse du vagin communiquant avec l'utérus ; *i*, ramifications de l'utérus (parties ombrées) ; *k*, canal du lobe impair de l'ovaire ; *l*, corps de Mehlis (Sommer).

Fig. 333. — Proglottis de *Tænia solium*. — *a*, spermiducte ; *b*, poche du cirre ; *c*, orifice du pénis ; *d*, matrice remplie d'œufs ; *e*, vagin ; *f*, cloaque sexuel (Gervais et van Beneden).

Moniez, ces trois lobes seraient identiques en structure et représenteraient trois ovaires véritables ; leurs trois conduits (fig. 332, *e*, *f*, *k*) se réunissent dans un ootype où arrivent également : le vagin (*abd*) qui aboutit à l'orifice génital et un tube (*h*) communiquant avec une large poche, l'utérus (fig. 331, *kl*), où se développent les œufs.

Dans le voisinage de l'ootype se trouve le *corps de Mehlis* (*l*), considéré par Sommer comme une glande coquillière, et qui,

d'après Moniez, ne serait qu'une dilatation musculaire de l'oviducte, fermant l'utérus.

A mesure que les œufs se développent, l'utérus s'accroît fortement, et finit par occuper tout l'intérieur de l'anneau, par suite de la résorption des autres organes (fig. 333).

Chez les *Bothriocéphales*, le plan est légèrement modifié. Les deux lobes pairs de l'ovaire ont seuls gardé leur structure et leur fonction (fig. 336, *k*, *k*); le lobe impair (*n*) est rudimentaire; ses cellules sont en dégénérescence graisseuse et ne donnent pas d'ovules. Le canal collecteur de ces trois glandes, ou *oviducte*, se continue directement à plein canal par l'utérus, qui décrit de nombreuses circonvolutions (*p*, *q*, *r*) et finit par déboucher au dehors par un orifice spécial, *placé sur la face ventrale*, en arrière de l'orifice génital (fig. 334, *b*). Au point de jonction de l'oviducte et de l'utérus, arrivent le *vagin*, tube qui s'étend presque en droite ligne de l'orifice génital au point précité, et les *vitelloductes* (fig. 336, *m*) qui servent de débouché aux vitellogènes; ceux-ci, qui n'existent pas chez les Ténias, sont formés de follicules épars dans les champs latéraux de l'anneau, et composés de cellules, primitivement semblables à des ovules, mais ensuite dégénérées.



Fig. 334. — Trois anneaux de *Bothriocephalus latus*, vus par la face ventrale et montrant la rosette formée par les circonvolutions de l'utérus. — *a*, mamelon génital rendu saillant par la poche du cirre; *b*, pore de l'utérus. — Sur le premier anneau, le cirre fait saillie au dehors.

L'autofécondation paraît être la règle chez les Cestodes, et ce ne doit être qu'exceptionnellement qu'un proglottis est fécondé par le voisin, placé en avant ou en arrière.

B. Appareil génital mâle.

L'appareil mâle est beaucoup plus simple que l'appareil femelle; il ne présente pas de glandes accessoires, mais l'appareil copulateur est au contraire très variable et parfois très compliqué.

Turbellariés. — Chez la *Gunda segmentata*, les testicules (fig. 318, *t*) sont disposés régulièrement, par paires, dans chaque segment du corps : ils forment donc de chaque côté une rangée longitudinale. Deux conduits déférents amènent les éléments gé-

nitaux à l'appareil d'accouplement. Celui-ci est constitué simplement par un pénis musculeux et conique (fig. 318, *p*), contenu à l'intérieur d'une poche (*ag*), qui s'ouvre par l'orifice génital commun. L'ouverture du pénis est en face du pore génital.

Les testicules des autres Triclades ne sont plus métamérisés. On en trouve un grand nombre épars dans le parenchyme. Il existe encore deux conduits déférents, mais ils ne semblent pas recueillir les produits de tous les testicules; on ne sait pas comment se comportent ceux qui sont éloignés des conduits déférents (fig. 317).

Chez les *Polyclades* (fig. 316) les testicules se retrouvent

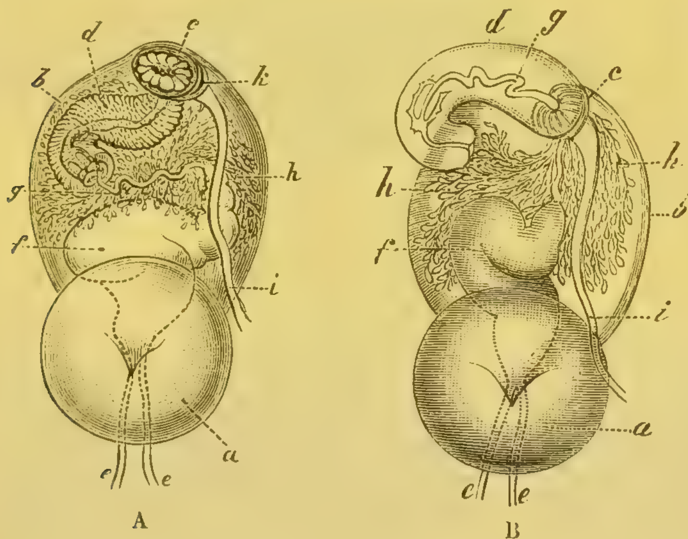


Fig. 335. — Sinus génital de *Distomum hepaticum* L. — A. Le retournement du cirre commence à s'effectuer; B, le cirre est entièrement évaginé. — *a*, ventouse abdominale ; *b*, poche de cirre ; *c*, sinus génital ; *d*, cirre ; *e*, canaux déférents ; *f*, vésicule séminale ; *g*, canal éjaculateur; *h*, glandes unicellulaires accessoires; *i*, vagin ; *k*, vulve (SOMMER).

partout entre les branches de l'intestin; chacun est pourvu d'un canalicule excréteur. Tous ces conduits se réunissent en formant des arborescences, et aboutissent en définitive latéralement à deux grands conduits longitudinaux (fig. 320, *g*) qui se rendent à l'organe copulateur (*i*). Celui-ci consiste toujours en un pénis qui se présente comme un repli cylindrique de la poche qui le contient; il a été comparé comme forme au pharynx, qui peut de même faire saillie hors de sa gaine. La gaine du pénis elle-même est aussi parfois exsertile. Près du pénis est une poche volumineuse, le *réceptacle séminal* (*h*), où se logent les spermatozoïdes à l'époque de la fécondation. Enfin des glandes spéciales de formes très variables sécrètent un liquide granuleux qui se mêle aux spermatozoïdes.

Chez les *Alloiocèles* et les *Acèles* existent, comme chez les Triclades, de nombreux testicules ; mais le *Monotus* seul possède des



Fig. 336. — Partie moyenne d'un anneau mûr de *Bothriocephalus latus*, Brems., vu par la face supérieure ou mâle. — *a*, follicules testiculaires de la portion antérieure de l'anneau, qui déversent leur sperme dans le canal déférent de l'anneau précédent ; *b*, testicules ; *c*, testicules de la portion antérieure de l'anneau suivant ; *d*, traînées spermatiques, se dilatant parfois, comme en *d'*, par l'accumulation du sperme ; *e*, vésicule spermatique ; *f*, canal déférent ; *g*, bulbe de la poche du cirre ; *h*, muscles radiaires ; *i*, enveloppe musculeuse de la poche du cirre ; *kk*, lobes latéraux de l'ovaire ; *l*, oviducte ; *m*, vitelloducte ; *n*, lobe impair de l'ovaire (?) ; *o*, union de l'oviducte et de l'utérus ; *p*, *q*, *r*, circonvolutions utérines (Sommer et Landois).

conduits déférents ; les autres en sont complètement dépourvus et les éléments génitaux doivent cheminer à travers le parenchyme.

Les *Rhabdocèles* proprement dits n'ont plus que deux testicules pourvus chacun d'un canal excréteur.

L'organe copulateur est assez simple. Le pénis est creusé d'une cavité aveugle; il peut se dévaginer comme un doigt de gant et sortir ainsi de sa gaine : ce n'est plus un conduit génital, mais un organe excitateur. La gaine s'ouvre dans un cloaque où débouchent aussi les conduits génitaux et le canal d'une vésicule séminale volumineuse et musculaire. Cette poche ne se développe qu'après la ponte des œufs d'été; ceux-ci sont dus à une autofécondation. Les œufs d'hiver, au contraire, se produisent ordinairement après un accouplement réciproque (Schneider).

Trématodes. — On trouve constamment chez les Trématodes deux canaux déférents (fig. 353, *e*) provenant de deux testicules ; mais ceux-ci varient beaucoup dans leur complication. Ordinairement ils sont simples (globulaires ou allongés), mais parfois ils deviennent lobés et ramifiés un grand nombre de fois (*Distomum hepaticum*). Les canaux aboutissent dans une vésicule séminale (*f*), à la base du pénis.

Cestodes. — Le testicule des Trématodes se rapproche, on le voit, du type des Rhabdocèles; les Cestodes au contraire, même ceux qui ne sont pas segmentés (*Amphilina*), reproduisent la disposition des Triclades et des Polyclades (fig. 336). On trouve dans chaque segment un grand nombre de testicules épars (*b*), dont la plupart sont en relation par de fins canalicules (*d*) avec un long conduit déférent (*f*) aboutissant à l'organe copulateur.

L'appareil d'accouplement est très constant et construit sur le même type dans les deux groupes. Le canal déférent (*f*), près d'arriver à l'ouverture génitale, s'élargit en une vésicule séminale à parois épaisses (*g*). Cette vésicule se prolonge en un canal fin et contourné, qui bientôt se transforme en un conduit large et épais, creusé dans le pénis. Les parois de ce canal peuvent se dévaginer et saillir au dehors. Le pénis et le petit canal qui le précède sont contenus dans un sac clos, qui est la poche du pénis, ou poche du cirre. Des glandes compliquées débouchent dans le pénis.

Comme nous l'avons dit, il paraît certain qu'il y a auto-fécondation. Mais il est peu probable que le pénis soit introduit dans le canal femelle, qui est beaucoup trop étroit. Le rôle du pénis est donc tout à fait problématique.

§ 9. *Reproduction asexuée.*

On sait depuis longtemps que les Planaires d'eau douce jouis-

sent de la propriété de régénérer les parties du corps détachées par accident. Cette propriété est notamment très développée chez les Planaires terrestres. Lorsqu'on coupe en deux un *Bipalium*, la moitié postérieure se refait des yeux et une bouche. Chez le *Bipalium Kewense* la section se fait spontanément (Richter, Trimen). Un individu se divise et les deux moitiés se complètent rapidement. Nous sommes dès lors en présence d'un nouveau mode de reproduction, qui rappelle très exactement celui que nous avons signalé chez le *Lumbriculus* parmi les Annélides. Des faits analogues ont été observés depuis longtemps chez de nombreux Rhabdocèles : *Catenula lemnæ* (Dugès), *Microstomum lineare* (Œrstedt), *Microstomum giganteum* (Hallez), *Stenostomum leucops* et *unicolor* (O. Schmidt), *Alaurina composita* (Metschnikoff), etc. ; mais ici c'est un véritable bourgeonnement, qui se produit vers l'extrémité postérieure, et qui donne naissance à de nouveaux êtres déjà formés avant de se séparer. Il peut même arriver que ces derniers ne se séparent pas immédiatement et restent unis en une chaîne pareille à une colonie linéaire. Chez le *Microstomum giganteum* par exemple, huit individus produits par trois bipartitions successives restent ainsi accolés bout à bout. Il y en a seize dans le *Vortex lineare*. Dans tous les cas, la chaîne se brise bientôt d'une manière irrégulière. Cette tendance à la reproduction asexuée est bien plus accusée chez les Plathelminthes parasites. Les divers anneaux d'un Ténia constituent tous, comme l'a démontré Van Beneden, des individus homologues à un Trématode, et produits par bourgeonnement aux dépens du premier formé, le *scolex*, lequel vient de l'œuf. Il semble donc qu'il y ait alternance de générations chez les Cestodes. L'individu provenant de l'œuf est asexué et donne par bourgeonnement des individus sexués. Nous verrons tout à l'heure ce qu'il convient d'en penser.

§ 10. *Développement.*

Nous ne nous sommes pas proposé dans cet ouvrage de décrire les phénomènes du développement des animaux ; nous n'avons donc pas à insister sur l'embryogénie des Plathelminthes. Mais les métamorphoses par lesquelles ces vers arrivent à l'état adulte ont trop d'importance au point de vue morphologique, pour que nous ne soyons pas obligé de les résumer brièvement.

L'embryogénie des Rhabdocèles est peu connue. Le développement des Turbellariés est en général très simple et très rapide, et il conduit directement à la forme adulte. Toutefois dans une importante famille de Polyclades, les *Euryleptidés*, existent de véritables métamorphoses: l'embryon quitte l'œuf pourvu de cils, d'un tube digestif, d'un pharynx, et surtout d'un cercle de six ou huit appendices sur lesquels règne une couronne continue de longs cils vibratiles (larve de Müller). Cette forme larvaire (fig. 337) a été comparée à l'*Actinotrocha* des *Phoronis* et au *Pilidium* des Némertes. Les appendices disparaissent plus tard.

Parmi les Trématodes, les *Polystomidés*, plus élevés en organisation ont

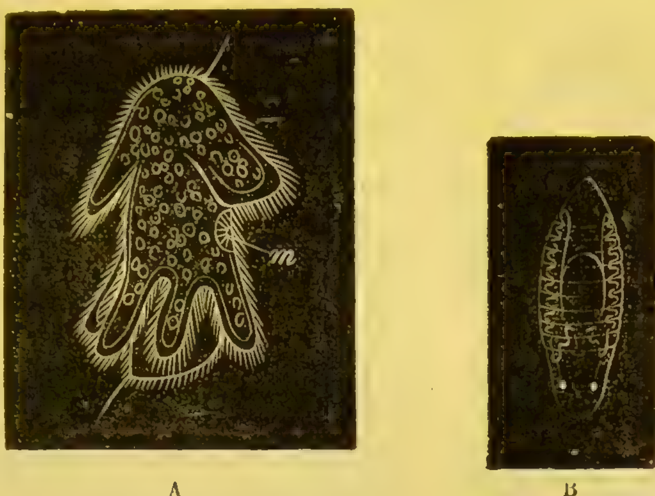


Fig. 337. — A, Larve d'*Eurylepta auriculata*, immédiatement après l'éclosion : *m*, bouche (Hallez). — B, Larve de *Planaria angulata* (?) montrant la métamérisation (Agassiz).

une embryogénie directe et accélérée ; les *Distomidés* au contraire présentent constamment des phénomènes de métamorphoses. De plus, celles-ci ne s'accomplissent pas dans le même hôte, et l'individu doit changer plusieurs fois d'habitat, avant d'atteindre l'état adulte. Il subit des *migrations*.

Un Distome n'arrive à son complet développement qu'après avoir été parasite de deux hôtes au moins, et de plus, à différents stades, il se produit dans l'embryon un bourgeonnement interne qui donne naissance à un certain nombre d'autres embryons plus élevés en organisation. Prenons pour exemple le *Distomum hepaticum*. De l'œuf s'échappe un embryon cilié pourvu d'une tache oculaire, d'un ganglion et d'un rudiment de tube digestif. A cet état il nage quelque temps, libre dans l'eau, mais se fixe bientôt, par un rostre que porte son extrémité antérieure, aux téguments d'un Mollusque (fig. 338) (*Lymnæa truncatula*, *L. peregra*). Ce rostre (*d*) pénètre comme un coin, et avec lui l'embryon tout entier, qui arrive finalement dans l'intérieur de la Lymnée. Là, l'embryon perd ses cils, qui tombent avec les cellules qui les portent, et il se transforme en un sac qu'on appelle *sporocyste*. Il renferme des amas cellulaires vermiformes, qui peu à peu s'échappent du sporocyste et se développent en embryons appelés *Rédies* (fig. 339). Leur organisation est un peu supérieure à celle de l'embryon cilié ; ils possèdent en effet un tube digestif simple, mais bien développé, avec un rudiment de pharynx (*b*); une ouverture latérale (*d*) donne issue aux jeunes embryons nés dans le corps de la Rédie. Celle-ci en effet ne donne pas encore le Distome ;

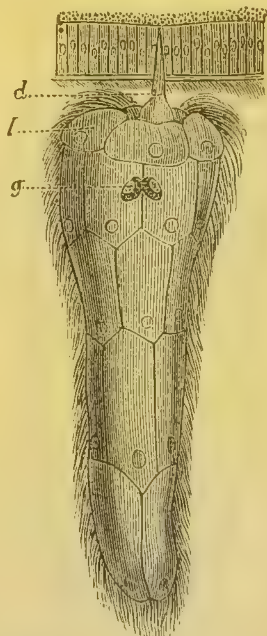
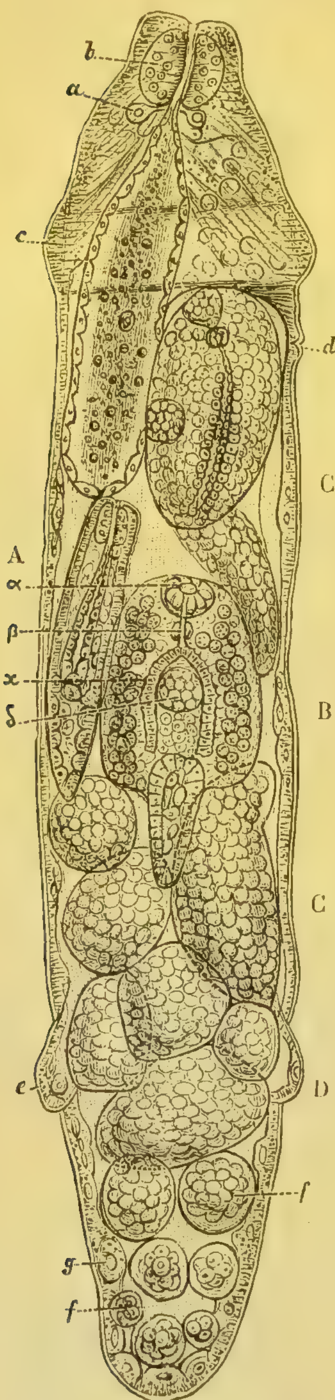


Fig. 338. — Embryon cilié de *Distomum hepaticum*, perforant les tissus d'un mollusque. — *l*, cellules en épaulette de la première rangée ; *d*, rostre ou papille céphalique ; *g*, taches oculaires (Thomas).

mais elle contient des cellules germinatives qui se développent, soit en de nouvelles rédies, les *rédies filles* (A), soit en une autre espèce d'embryons, appelés *Cercaires* (B), qui se rapprochent davantage encore de l'organisation du Distome : ils ont en effet (fig. 340) une ventouse orale (*a*) et une ventrale (*d*), un tube digestif (*b'*) bifurqué et terminé par deux culs-de-sac (*c*), un double ganglion avec une commissure cérébroïde, et enfin un appareil excréteur formé de deux longs conduits symétriques. Ce qui caractérise principalement la Cercaire, c'est la présence d'un long appendice caudal, ne contenant aucun autre organe qu'une tige centrale de tissu conjonctif.



Les Cercaires, en sortant de l'enveloppe de la *Rédie*, quittent aussi la Lymnée et se mettent à nager librement au moyen de leur appendice caudal. Mais bientôt elles sécrètent une capsule rigide au moyen de deux glandes volumineuses ; elles perdent leur appendice caudal et s'enkystent sur une plante quelconque. Ces kystes sont avalés par les moutons, et, dans le tube digestif de ces derniers le jeune Distome se produit définitivement à l'intérieur du kyste, s'échappe de son enveloppe, et pénètre dans le foie par les conduits biliaires.

Ce type de développement est général pour la plupart des Distomiens : les premières métamorphoses se passent toujours dans un Mollusque aquatique (Gastéropode ou Acéphale), tandis que le Distome adulte peut habiter un Poisson, un Batracien, un Oiseau ou un Mammifère.

Il peut d'ailleurs y avoir simplification ou complication par la suppression ou l'addition d'une phase intermédiaire. Ainsi la phase sporocyste peut être supprimée : si l'embryon cilié est pourvu d'un tube digestif bien développé, il ne produit pas à son intérieur de Rédies ; il se transforme lui-même en Rédie. Chez le *Distomum cycnoïdes*, la cercaire ne s'enkyste pas et, une fois arrivée dans le corps de la grenouille, elle se transforme graduellement en Distome.

Au contraire, la migration peut se compliquer par la nécessité d'un troisième hôte intermédiaire (Mollusque, larve d'Insecte,

Fig. 339. — Rédie adulte contenant une Rédie-fille A, une Cercaire approchant de sa maturité B, deux autres Cercaires plus jeunes C, et des germes de toutes dimensions D. — *a*, cellules glandulaires ; *b*, pharynx ; *c*, collier ; *d*, orifice d'éclosion ; *e*, appendices postérieurs ; *f*, germes à divers états de développement ; *g*, cellule germinative.

Lettres grecques se rapportant à la cercaire : α, ventouse buccale ; β, œsophage ; x, cæcum intestinal ; δ, rudiment de la ventouse orale (Thomas).

Crustacé, etc.), où la Cercaire doit pénétrer pour s'enkyster; elle ne peut d'ailleurs comme toujours parvenir à l'état de Distome, qu'à la condition d'être introduite dans le tube digestif d'un Vertébré.

Ce qu'il y a de général et de caractéristique dans le développement des Distomiens, c'est la facilité, portée au plus haut degré, de produire, par un bourgeonnement interne de l'embryon, de nouveaux embryons. Ces phénomènes de multiplication, qui viennent s'interposer à divers stades du développement, ont été considérés par les auteurs comme des cas de parthénogenèse, et on a voulu y voir une forme de générations alternantes. Mais tous ces phénomènes s'expliquent suffisamment comme application de ce mécanisme si généralement employé pour la reproduction des êtres, le bourgeonnement.

La même remarque s'applique au développement d'un Ectoparasite, le *Gyrodactylus elegans*, chez qui le bourgeonnement interne est encore bien plus actif. Les jeunes embryons, produits par génération sexuée, se développent dans l'utérus du parent; avant d'être expulsés, chacun d'eux renferme un embryon, qui, à peine formé, contient déjà des indices d'un nouvel individu; on a ainsi parfois quatre générations emboîtées. On a supposé qu'elles provenaient toutes des restes de l'œuf fécondé qui avait produit le premier embryon (Wagener), ou bien qu'elles se formaient toutes presque en même temps aux dépens d'un amas commun de cellules germinatives (Metschnikoff). Mais il semble simplement y avoir là un cas d'accélération extrême dans la marche du bourgeonnement.

Métamorphoses et migrations des Cestodes. — Si l'on fait abstraction de la disparition du tube digestif, on peut dire que la cause essentielle qui a produit les différences entre les Trématodes et les Cestodes réside dans ce simple fait que, chez ces derniers, le bourgeonnement est externe et donne lieu à la formation de colonies linéaires. Mais, ici encore, la faculté de reproduction asexuée se manifeste chez des embryons encore peu avancés, et il en résulte d'apparentes alternances de générations.

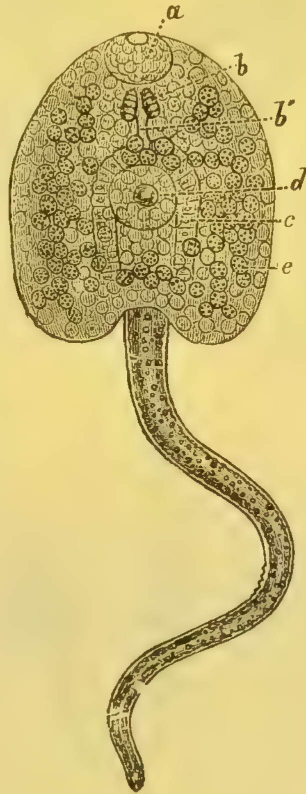


Fig. 340. — Cercaire de *Distomum hepaticum* L, libre. — *a*, ventouse orale; *b*, pharynx; *b'*, œsophage; *c*, cæcum intestinal; *d*, ventouse ventrale; *e*, cellules cystogènes (Thomas).

Les Cestodes simples (*Amphilina*) ont un développement direct, dont les premiers stades se ramènent facilement à ceux qu'on observe chez les Cestodes ordinaires. Le cas des *Ligula* est particulièrement intéressant. L'œuf donne un embryon *cilié*, qui vit quelque temps dans l'eau, jusqu'à ce qu'il soit avalé par un Poisson. A l'intérieur de la cuticule ciliée, s'isole un nouveau tégument dépourvu de cils, mais muni de six crochets (embryon hexacanthe). Cet embryon (fig. 341, B) se débarrasse de son enveloppe ciliée, perce les parois de l'intestin, pénètre dans la cavité péritonéale et forme derrière lui des segments par bourgeonnement. Si le Poisson est avalé par un Oiseau aquatique, le Ver arrive à maturité sexuelle et ses anneaux s'effacent extérieurement. Les phénomènes se présentent ici avec une simplicité remarquable, si nous laissons de côté l'effacement secondaire de la métamérisation.

Chez les *Bothriocéphales*, les phénomènes sont analogues. L'embryon est

généralement cilié ; parfois cependant, l'enveloppe à l'intérieur de laquelle se produit l'embryon hexacanthe est dépourvue de cils.

L'embryon de *B. latus* est avalé par un Poisson d'eau douce et donne un scolex isolé. Ce scolex ne se met à bourgeonner que s'il est absorbé par un

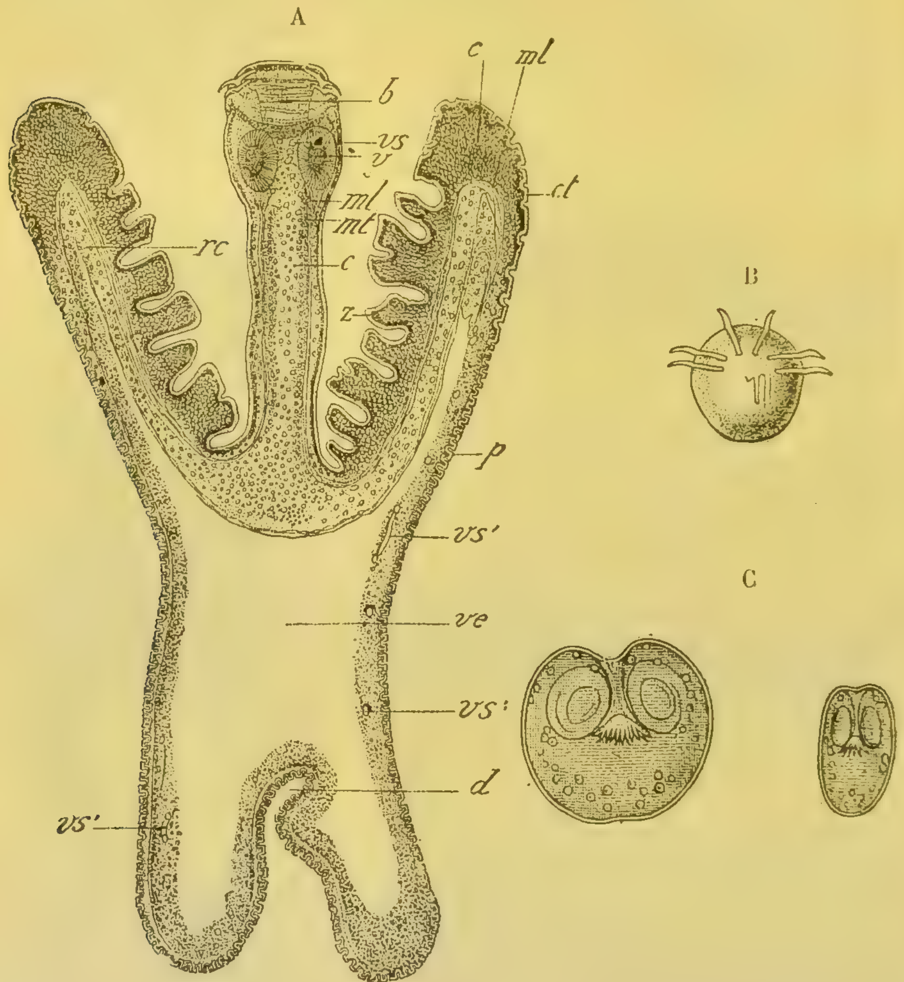


Fig 341. — A. Coupe de *Cysticercus pisiformis* (*Tænia serrata* Goeze) complètement développé. — *b*, bulbe ; *c*, corpuscules calcaires ; *ct*, cuticule ; *d*, dépression constante à la partie postérieure du cysticerque : *ml*, fibres musculaires longitudinales ; *mt*, fibres transversales ; *p*, papilles et ondulations recouvrant la vésicule ; *rc*, réceptacle de la tête ; *v*, ventouses ; *ve*, vésicule ; *vs*, coupe des vaisseaux longitudinaux au moment où ils s'anastomosent (à cause de leurs inflexions, on les rencontre plusieurs fois sur la coupe) ; *vs'*, coupe des vaisseaux dans la vésicule ; *z*, zone sous-cuticulaire formée d'éléments en prolifération (Moniez). — B. Embryon hexacanthe de *Tænia saginata* (Stein). — C. Cysticerques à scolex invaginé de *Tænia echinococcus*.

Mammifère : il produit alors des proglottis qui arrivent à maturité sexuelle (Braun).

Si nous passons aux *Téniadés*, nous assistons à des phénomènes qui rappellent tout à fait ceux que nous venons de décrire chez les Trématodes. L'embryon hexacanthe produit directement par l'œuf est absorbé par un animal herbivore, augmente beaucoup de volume et s'enkyste. Les tissus intérieurs se liquéfient et il en résulte une vésicule pleine de liquide et de

globules clairs. Par prolifération de la paroi de cette vésicule se produit une papille qui fait saillie dans l'intérieur de la vésicule (fig. 341, C). Elle va former le scolex du Ténia et un tronc cylindrique parfois fort allongé. Elle est creusée d'une cavité communiquant avec l'extérieur, et dont la paroi externe, qui porte les crochets et les ventouses, sera la paroi externe du scolex. Le système nerveux et les canaux excréteurs apparaissent bientôt eux-mêmes. L'embryon à cet état, formé de la vésicule avec le scolex encore invaginé, s'appelle *cysticerque*.

Le cysticerque ne se developpe jamais davantage dans l'hôte qui lui a donné naissance, mais il peut continuer son évolution dans un autre individu de la même espèce. Plus généralement il continue à évoluer dans un animal qui a avalé le cysticerque en même temps que la chair de son premier hôte. Le scolex et l'appendice creux par lequel il se relie à la vésicule se dévaginent complètement (fig. 341, A), de telle sorte que les ventouses et les crochets viennent à l'extérieur. La cavité qui existait à son intérieur par suite de la dévagination se comble par un tissu conjonctif consistant. La vésicule se détache, et le scolex produit par bourgeonnement les proglottis.

Considérations sur la valeur morphologique du scolex. — Le bourgeonnement se fait de telle sorte que les segments les plus jeunes sont les plus rapprochés du scolex : si on veut identifier ce fait avec celui qui se passe chez les Annélides, on est conduit à considérer le scolex comme le *dernier segment*, la queue du Ténia. C'est ce qu'ont fait plusieurs auteurs, notamment Moniez. Quel serait donc alors le premier segment ? Ce serait celui qui a apparu le premier, et qui, par bourgeonnement, a produit le scolex lui-même. Ce serait donc l'embryon hexacanthe ou la vésicule en laquelle il se transforme. A notre avis, les faits ne doivent pas être interprétés tout à fait de cette façon. La vésicule (ou ver cystique) est tout à fait comparable à un sporocyste de Trématode : seulement les bourgeons se forment sur ses parois au lieu de naître de cellules germinatives éparses. — Nous allons même voir que, dans certaines espèces, plusieurs scolex se forment dans une même vésicule de même que plusieurs Rédies apparaissent dans un sporocyste. — Les Scolex sont donc analogues aux Rédies. Or, il ne viendrait à l'idée de personne de donner une signification morphologique différente aux Rédies d'une part, aux Cercaires et aux Distomes de l'autre, de dire que les Rédies sont des têtes de Trématodes tandis que les Cercaires ou les Distomes en sont des queues. Pour nous les Vers cystiques et les Scolex sont les uns et les autres des individus homologues de simples Trématodes, mais capables de se reproduire par bourgeonnement avant d'avoir atteint leur développement. La considération du système nerveux et de l'appareil excréteur suffit d'ailleurs à nous donner l'orientation véritable de l'animal. L'un et l'autre se ramènent en effet facilement aux Trématodes, et il ne saurait y avoir aucun doute sur la position antérieure du scolex. Quant à l'ordre d'apparition des segments du strobile, cela ne peut nous embarrasser un instant. Comment imaginer en effet que les segments apparaissent dans un autre ordre, puisque ceux qui sont à l'extrémité de la chaîne doivent se détacher?

Toute la difficulté vient de ce que l'on a voulu comparer trop intimement les Cestodes aux Annélides. En réalité il ne saurait exister de si grandes analogies. Il n'y a pas ici à parler de tête ni de queue, et si nous voulons chercher un terme de comparaison, c'est bien plutôt au Scyphistome que nous devons penser. Dans l'un et l'autre cas, nous avons des animaux immobiles. A-t-on jamais discuté sur la tête du Scyphistome ? Ici et là, on a un animal simple, donnant par bourgeonnement sur un de ses points une série d'êtres nouveaux, qui, au fur et à mesure de leur maturité, se détacheront de l'ensemble. Il est tout simple que les plus jeunes soient les plus rapprochés de l'individu primitif, et les anciens, prêts à se détacher, les plus éloignés. La seule chose qu'on sache en outre dans le Scolex, par comparaison avec les Trématodes, c'est que le bourgeonnement s'y fait à la partie postérieure.

Dans certains cas, la puissance de bourgeonnement est portée encore à un

plus haut degré. Certains cysticerques bourgeonnent à leur intérieur non pas un seul scolex de Ténia, mais un grand nombre, parfois plusieurs centaines de scolex. C'est ce qui arrive dans le *Tænia cœnurus*, du Chien, dont le Cysticerque, nommé *Cœnurus cerebralis*, se développe dans le cerveau du Mouton. Le ver cystique est alors tout à fait analogue à un sporocyste.

L'analogie avec les Trématodes se poursuit plus loin encore chez le *Tænia echinococcus*, parasite du Chien. Le Ver cystique bourgeonne, non pas des scolex de Ténias, mais des vésicules qui font saillie soit à l'intérieur, soit à l'extérieur (fig. 342). Tantôt ces vésicules produisent directement des scolex de Ténia (*f-l*), tantôt elles se détachent à l'intérieur ou à l'extérieur de la vésicule mère, et deviennent aptes à produire à leur tour de nouvelles vésicules. Le kyste total peut alors devenir très gros et occasionne généralement la mort de l'hôte (homme ou animal domestique). On voit qu'ici le nombre des générations asexuées qui se succèdent n'est pas rigoureusement limité, tandis que chez les Trématodes il était constant pour une même espèce. Le *Tænia echinococcus* adulte est très petit, et présente un petit nombre d'anneaux; il semble que la faculté de bourgeonnement, qui s'est exercée si énergiquement tout d'abord, soit presque arrêtée, quand le scolex est définitivement constitué : la dissémination de l'espèce est assurée et, par le fait, dans les régions où existe ce Ténia, en Islande par exemple, il est peu d'hommes ou d'animaux domestiques qui n'en soient atteints.

On voit par tout ce qui précède, combien la propriété du bourgeonnement joue un rôle important dans l'histoire des Plathelminthes. Parmi les Parasites qui appartiennent à ce groupe il n'est presque pas une seule espèce, chez laquelle l'animal arrive à l'état adulte sans s'être préalablement multiplié par génération asexuée. Chez les Plathelminthes libres, cette faculté se présente plus rarement : elle est dévolue exclusivement à l'adulte; enfin, chez la plupart des Planaires, il ne reste plus que quelques cas de sisciparité et de régénération des parties perdues.

§ 11. *Affinités et Phylogénie des Plathelminthes.*

Les affinités des Plathelminthes sont encore tout à fait obscures. On peut dire qu'il n'est pas, dans le règne animal, un embranchement (sauf celui des Arthropodes) dont ils n'aient été rapprochés. On les a comparés aux Cœlentérés, aux Annélides, aux Mollusques, aux Vertébrés et aux ancêtres supposés de ces derniers. Plusieurs des opinions émises sont aujourd'hui écartées; d'autres sont encore en discussion. Nous n'examinerons que les principales.

I. Comparaison avec les Mollusques. — 1° De Quatrefages considérait les Turbellariés comme des Mollusques dégradés; il s'appuyait sur la ressemblance extérieure de certains Polyclades avec les Éolidiens, et sur l'absence de cavité générale des Nudibranches inférieurs. Mais le type Mollusque est actuellement bien défini; des formes longtemps douteuses, comme *Chætoderma*, *Neomenia* et *Proneomenia*, sont nettement éloignées des Némertes et placées à la base des Mollusques (Amphineures). D'ailleurs rien, dans le développement des Plathelminthes, ne rappelle la larve bien caractérisée des Mollusques.

2° Pour les mêmes raisons on n'admet plus l'hypothèse d'Ihering, qui fait des Plathelminthes la souche d'une partie des Mollusques, les *Plathycochlidés*. Les travaux récents sur les Gastéropodes ont montré que les recherches anatomiques d'Ihering étaient inexactes et qu'on ne peut couper en deux cette classe si homogène : il est admis généralement que les Mollusques descendent des Vers annelés.

II. Comparaison avec les Coelentérés. — Les hypothèses qui rapprochent les Plathelminthes des *Cœlentérés* sont plus sérieuses. Elles ont pour elles l'autorité de Kowalevsky, Selenka, Lang. Elles s'appuient sur une étude anatomique et histologique précise. C'est surtout avec les Cténophores que le rapprochement est permis, et, parmi les Plathelminthes, ce sont les Poly-

clades qui peuvent le mieux être considérés comme des formes de transition. Les caractères communs aux deux groupes sont les suivants :

1° L'absence de cavité générale et la présence d'un parenchyme cœlomi-

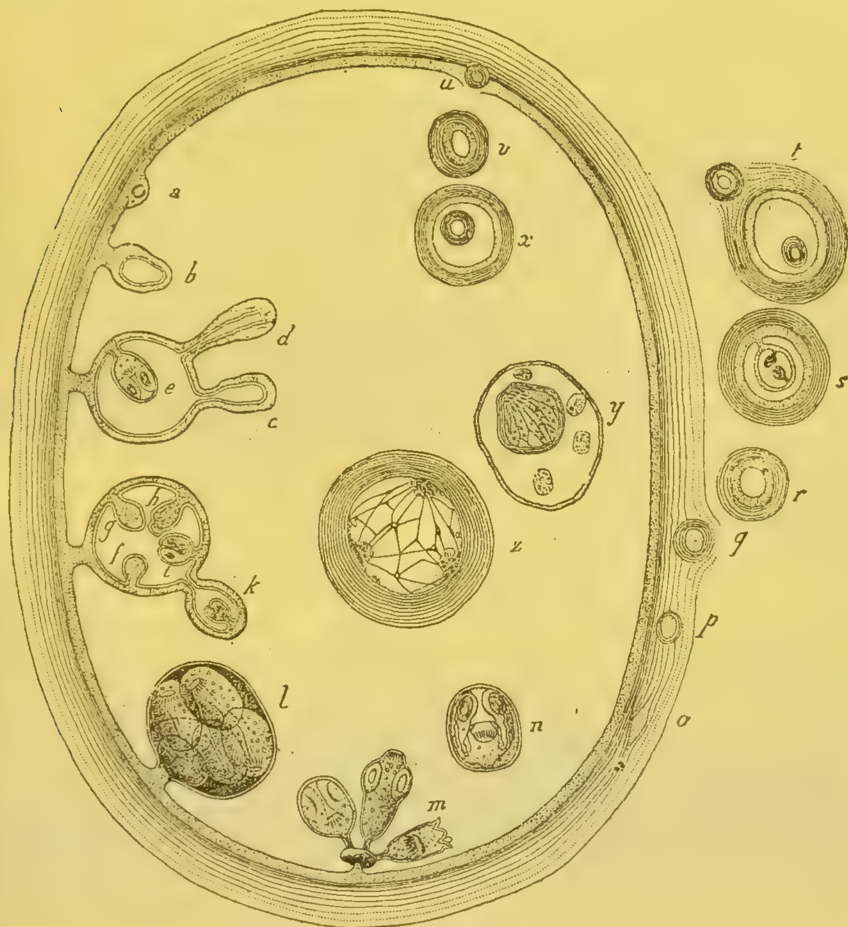


Fig. 342. — Figure théorique représentant les diverses modes de multiplication du *Tænia Echinococcus*. — *a*, *b*, développement de la vésicule proligère à la surface et aux dépens de la membrane germinale ; *c*, *d*, *e*, développement des scolex, d'après Leuckart ; *f*, *g*, *h*, *i*, *k*, développement des scolex, d'après Moniez ; *l*, vésicule proligère complètement développée et remplie de scolex ; *m*, vésicule proligère dont la paroi s'est rompue : on n'en retrouve plus qu'un fragment, sur lequel s'attachent trois scolex, à différents degrés d'invagination ; *n*, scolex mis en liberté, invaginé ; *o*, *p*, *q*, *r*, formation des vésicules secondaires exogènes ; *s*, vésicule exogène, ayant à son intérieur une vésicule proligère fertile ; *t*, vésicule exogène ayant produit deux vésicules petites filles, l'une exogène, l'autre endogène ; *u*, *v*, *x*, mode de formation des vésicules secondaires endogènes d'après Kuhn et Davaine ; *y*, *z*, leur formation d'après Naunyn et Leuckart ; *y*, aux dépens d'un scolex ; *z*, aux dépens d'une vésicule proligère.

que, qui dans quelques cas est absolument identique, chimiquement et histologiquement ;

2° L'absence d'appareil circulatoire distinct ; la présence d'un appareil gastrique ramifié, pénétrant dans toutes les parties du corps ; l'absence d'anus ;

3° La forme rayonnée de la plupart des organes (tube digestif, organes

génitaux, système nerveux). La symétrie bilatérale, bien que réelle, n'est pas plus prononcée que chez les Cténophores;

4° La présence de nématocystes qu'on ne retrouve nulle part ailleurs dans le règne animal;

5° La position fondamentalement ventrale de la bouche.

Lang admet que les Polyclades et les Cténophores sont deux formes voisines, adaptées l'une à la reptation, l'autre à la vie pélagique. Tandis que, parmi les types errants, certaines formes restent libres, accusent la symétrie bilatérale et acquièrent même une sorte de métamérisation (Triclades, Rhabdocèles), d'autres deviennent parasites et fournissent le rameau des Trématodes et des Cestodes.

Le point de départ de cette ingénieuse théorie prête à des objections sérieuses. La parenté des Cténophores avec les Plathelminthes ne saurait expliquer l'appareil génital si compliqué, si nettement dérivé, des Polyclades. Il en est de même du système excréteur, qui n'a pas d'analogue chez les Cnidaires, et qui dès lors apparaîtrait formé de toutes pièces avec une persistance et un développement remarquables chez les Polyclades.

Tout récemment, l'hypothèse de Lang semble avoir reçu une confirmation inattendue dans la découverte, faite par Korotneff, de deux formes, représentées jusqu'ici malheureusement par un seul individu, et que l'on considère comme servant d'intermédiaires.

Ce sont la *Cœloplana Mecznikowii* et la *Ctenoplana Kowalevskii*. Le lecteur trouvera la description de la première dans Z. A., t. III, 1880, celle de la seconde dans Z. W. Z., t. XLIII, 1886, et aussi dans la *Monographie des Polyclades* de Lang. Ces deux formes nouvelles, qu'elles soient larvaires ou adultes, sont à coup sûr des plus intéressantes. Mais nous pensons, avec Hallez, que leur parenté avec les Turbellariés n'est guère démontrée jusqu'ici. Espérons qu'on réussira à les retrouver.

III. Comparaison avec les Annélides. — On le voit par ce qui précède, l'absence de cavité générale a vivement frappé les zoologistes qui se sont occupés des Plathelminthes; c'est là surtout ce qui les amène à rapprocher ces animaux des Cœlentérés, et à les considérer comme tout à fait primitifs. Mais parmi les animaux à symétrie bilatérale, les Hirudinées sont aussi caractérisées par la réduction du cœlome, qui est peu à peu envahi par un parenchyme. Il était donc naturel de comparer les Plathelminthes aux Hirudinées, et de les rattacher par là aux autres Vers. C'est ce qu'ont fait assez unanimement les diverses écoles, bien qu'en des sens différents.

1° Lang qui, nous l'avons vu, fait dériver les Plathelminthes des Cténophores, considère les Annélides comme venues des premiers, dont elles sont une adaptation à la vie errante. Il établit à cet effet une comparaison tout à fait concluante entre la *Gunda* et les Hirudinées. L'appareil buccal et sa trompe, transportés en avant, deviennent identiques à l'armature des Clepsines. Dans le développement de *Gunda*, une pareille ouverture semble un moment sur le point de se produire. Une involution épiblastique se rend en effet au-devant de la branche antérieure du tube digestif, mais sans s'y ouvrir. La métamérisation présente le même développement chez *Gunda*, et chez beaucoup d'Hirudinées. De même les Pontobdelles ont un appareil excréteur presque identique à celui des Triclades, et on retrouve chez les Hirudinées toutes les transitions aux néphridies des Polychètes.

La forme aplatie du corps, l'absence des soies, l'hermaphodisme, la disposition générale des glandes génitales (en s'en tenant aux Triclades), et, d'après Carl Vogt (1), qui vient de découvrir que *Gunda* est un parasite, le genre de vie complètent la ressemblance. Ces analogies sont admises par tout le monde, et la parenté des deux types semble assez nette. Mais, à l'inverse de Lang, il nous paraît probable que ce sont les Hirudinées qui constituent la souche des Plathelminthes, et non l'inverse.

2° A cette descendance, Lang a fait des objections, qui ne manquent pas

(1) Assoc. franç. pour l'avancement des Sciences. Session de Marseille, 1891.

de valeur. Comment expliquer la forme rayonnée et aplatie chez des animaux libres et errants (les Polyclades), qui proviendraient d'animaux allongés et parasites ? Comment la bouche serait-elle reportée en arrière sur la face ventrale ? Comment les ovaires séparés des vitellogènes chez les Triclades viendraient-ils se réunir à eux chez des animaux plus compliqués, tels que les Polyclades ? Comment enfin expliquer cette rétrogradation extraordinaire des néphridies et du système nerveux ? Enfin, aurait pu ajouter Lang, rien dans le développement d'aucun Plathelminthe n'autorise un rapprochement tel que celui qui s'est imposé à nous pour les Géphyriens. Que l'embryogénie soit directe ou non, l'on ne trouve jamais trace de segmentation ; en d'autres termes, rien n'indique que nous soyons ici en présence de *colonies linéaires condensées*.

Ces objections peuvent être levées. Les animaux qui rampent sur le sol peuvent être sujets à des modifications bien différentes de celles qui affectent les animaux libres : une bouche médiane et ventrale est aussi propre à saisir la nourriture qu'une bouche terminale. D'ailleurs les Polyclades sont peu remuants et restent d'ordinaire collés sous les pierres : beaucoup ont même un appareil de fixation. Dès lors il est naturel qu'ils s'élargissent. Et de plus, la disparition de la cavité générale et de l'appareil circulatoire une fois admise, la forme arborescente du tube digestif apparaît comme un perfectionnement.

La difficulté tenant à la structure des organes génitaux est bien moins grande que celle que l'hypothèse de Lang ne lève pas, à savoir la complexité de ces organes dans les Polyclades. La comparaison avec les organes génitaux des Cténophores est en effet tout à fait impossible.

L'objection tirée de l'absence de métamérisation chez la larve est facile à lever. L'abréviation dans le développement est un fait bien naturel chez des animaux aussi profondément transformés, pourvus du reste d'appareils de génération compliqués, destinés précisément à assurer la rapide évolution de l'embryon.

En résumé les raisons positives qui nous font admettre cette origine pour les Plathelminthes sont : 1° l'analogie incontestable de ces animaux avec divers groupes d'Annélides, en particulier les Hirudinées ; 2° la complication de l'appareil génital ; 3° l'impossibilité où nous sommes d'admettre que la métamérisation est un phénomène secondaire, qui apparaîtrait d'abord d'une manière imparfaite (*Gunda*, Némertes) et qui s'achèverait ensuite par le développement de cloisons. Pour nous, les segments des Annélides sont des zoonites, au sens strict du mot, et naissent par bourgeonnement, aussi bien dans l'ontogénie que dans la phylogénie. Nous ne sommes pas en droit d'admettre, d'après ce que nous savons sur la formation des segments, qu'un animal se segmente, parce qu'il est devenu long et grand, et que ses organes se divisent alors simplement en parties égales. Nous assistons au contraire souvent à la disparition régressive de la métamérisation. Dès lors, les Annélides ne peuvent provenir des Plathelminthes ; l'hypothèse inverse nous paraît au contraire bien plus probable.

Rapports des Plathelminthes entre eux. — Après avoir discuté la place des Plathelminthes dans le règne animal, il convient de préciser les rapports mutuels des trois classes qu'ils renferment. Celles-ci sont bien définies et bien homogènes, et, malgré leur évidente parenté, on éprouve quelque difficulté à déterminer avec précision comment se sont effectués les passages des unes aux autres. Nous avons déjà indiqué comment, en partant des Hirudinées, on peut passer soit aux Trématodes, soit aux Turbellariés. L'embryogénie ne nous apprend rien à ce sujet : elle nous montre seulement que les uns et les autres sont des groupes très modifiés. La question serait peut-être mieux éclaircie si l'on connaissait les Hirudinées ectoparasites des Poissons de mer que Van Beneden et Hesse ont décrites succinctement, et dont quelques-unes se rapprochent peut-être des Trématodes. Provisoirement, nous constatons seulement que les Triclades, et surtout les Triclades marins, ont plus d'analogie avec les Hirudinées que les Trématodes ; ils pré-

sentent en particulier des traces de la métamérisation, et le fait, découvert tout récemment par Carl Vogt, du parasitisme de *Gunda*, resserre encore les affinités. Ce fait admis, nous voyons les Turbellariés se ranger en deux belles séries continues et convergentes, comprenant d'une part : *Gunda*, Triclades terrestres, Triclades d'eau douce, *Euryleptidés*, autres Polyclades (c'est une série ascendante); d'autre part *Gunda*, Triclades, Alloiocèles, Rhabdocèles, Acèles (série descendante). Les termes de transition entre les divers groupes deviennent de plus en plus nombreux à mesure que des types nouveaux sont étudiés.

Les Trématodes forment deux groupes, dont l'un correspond aux Triclades (Distomiens), et l'autre aux Polyclades (Polystomiens). Faut-il admettre pour eux une double origine, ou faut-il penser que les Polystomiens dérivent des Distomiens par un processus analogue à celui qui a donné les Polyclades ? Le fait que l'embryogénie des Polystomiens est directe semble plutôt faire pencher la balance en faveur de la première hypothèse.

Le type correspondant à celui des Acèles est représenté chez les Parasites par des formes telles qu'*Amphilina* et *Amphiptyches*, dont le tube digestif a disparu, et chez lesquelles l'ensemble de l'organisation est encore très semblable à celle des Trématodes. On sait que quelques auteurs (Grimm) laissent encore ces animaux parmi les Trématodes; la plupart des zoologistes (Wageuer, Salensky) en font de véritables Cestodes simples. Ils établissent manifestement la transition entre les deux groupes.

L'homologie entre un Trématode et un proglottis de Cestode ressort suffisamment de toute l'organisation, pour qu'il soit inutile de la démontrer de nouveau : elle n'est pas contestable. Nous pouvons donc considérer un Cestode comme une *colonie* linéaire de Trématodes. Chaque segment a une individualité distincte, bien plus évidente encore que celle des segments des Annélides, qui sont bien plus étroitement solidarisés. Ici les anneaux du Ténia sont rigoureusement identiques, ou du moins le deviennent quand ils sont arrivés à maturité; ils peuvent même parfois vivre quelque temps d'une vie indépendante. Chacun d'eux est l'équivalent d'un individu tel qu'*Amphilina*.

Mais que devons-nous penser des formes telles que *Ligula* et *Caryophyllæus*, où il existe une véritable métamérisation interne, qui n'est pas marquée à l'extérieur ? Certains zoologistes les considèrent comme des états primaires, servant de transition entre les formes simples et les formes composées, où la strobilisation se serait simplement accusée davantage. Cette théorie est contredite par le fait que chez les jeunes Ligules la segmentation est indiquée même extérieurement. D'ailleurs il serait impossible de comprendre comment, dans un animal simple, des organes aussi compliqués que les organes génitaux aient pu se répéter métamériquement. Au contraire rien n'est plus simple que le phénomène du bourgeonnement; les Microstomides nous ont fait assister à la production de chaînes d'individus identiques, produits par génération asexuée : c'est ainsi que les proglottis se développent aux dépens des Ténias; si ces proglottis restent unis au lieu de pouvoir se dissocier, on obtient un animal tel que la Ligule, qui devra d'ailleurs tout naturellement présenter une abréviation dans son développement.

NÉMERTES.

Nous n'avons pas étudié les Némertes en même temps que les autres Plathelminthes proprement-dits, parce que leur parenté avec ce groupe est douteuse, et surtout parce que leurs organes sont construits sur un plan notablement différent de ce que nous venons d'étudier. La comparaison est difficile, et n'aurait pu qu'obscurcir les descriptions. C'est la règle que nous avons toujours

suivie jusqu'ici, de n'étudier dans chaque chapitre que les groupes de même plan organique.

Morphologie extérieure des Némertes. — Le corps des Némertes, malgré la longueur énorme qu'il atteint parfois, semble devoir être considéré comme formé d'un seul segment. Il est souvent coloré de brillantes couleurs, et a la forme d'un ruban très contractile, plat ou cylindrique. Sauf la Malacobdelle, les Némertes sont toutes libres, et leur corps est couvert de cils vibratiles. Plusieurs peuvent nager; le *Pelagonemertes* est même complètement pélagique, et son corps est transparent comme le plus grand nombre des animaux qui possèdent ce genre de vie.

Le caractère le plus remarquable de leur morphologie extérieure est la *trompe*, qui s'ouvre en avant de la bouche, ou rarement dans le pharynx (*Amphiporus*, etc.).

Trompe des némertes. — C'est un long tube qui peut se retirer dans une *gaine* ou être projeté à l'extérieur. La trompe atteint son maximum de complication chez les Némertes supérieures (*Hoplonémertines*), où nous allons d'abord l'examiner.

La gaine est, comme la trompe, un sac à parois très distinctes, formé de muscles longitudinaux et transversaux, tapissé d'épithélium. Ouvert à l'extérieur en avant, ce sac s'étend extrêmement loin en arrière sur le tube digestif, parfois presque jusqu'à l'anus; il est clos postérieurement. La trompe elle-même, quand elle est invaginée, peut aussi être comparée à un sac, placé à l'intérieur de la gaine ; elle est ouverte à sa partie antérieure, close en ar-

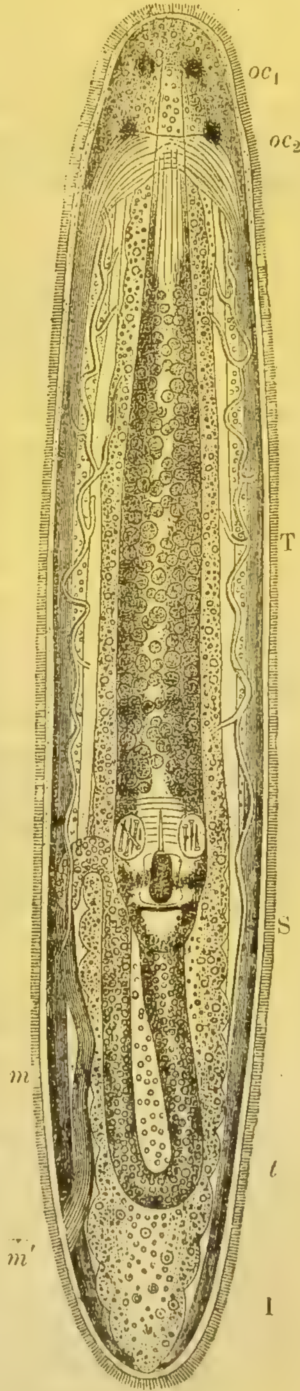


Fig. 343. — *Tetrastemma obscurum* Schultze (la gaine de la trompe n'est pas distinctement figurée). — oc_1, oc_2, ocelles ; T, portion évaginable de la trompe; S, chambre médiane avec son stylet, et les stylets de remplacement; *t*, portion terminale de la trompe ; *m*, muscle rétracteur, traversant la gaine de la trompe et venant s'attacher en *m'* au tégument; I, intestin.

rière; ses parois s'attachent en avant, tout le long des bords de l'orifice, à celles de la gaine, de telle sorte que la cavité comprise entre la gaine et la trompe est entièrement close : elle est remplie d'un liquide contenant de nombreux corpuscules.

Vers le milieu de la longueur de la trompe (fig. 343), la couche musculaire devient plus puissante; le tube s'élargit en une chambre spéciale (S), sur les parois de laquelle s'insèrent un grand *stylet* aigu, saillant dans la cavité, et à côté, de petits stylets encore enfermés dans des sacs, et que l'on considère comme des stylets de remplacement en formation. Des glandes souvent volumineuses viennent s'ouvrir dans la chambre près du stylet. La trompe se continue en arrière par un long appendice creux, étroit, tapissé d'épithélium, et fermé en cul-de-sac : au fond s'adapte un *muscle rétracteur* (*m*), qui s'étend jusqu'au fond de la gaine, traverse même sa paroi postérieure et va se perdre dans les muscles dorsaux de la paroi du corps (*m'*).

La structure de la trompe se simplifie beaucoup dans les autres groupes : il n'existe en effet ni stylets, ni chambre différenciée, ni glandes à venin : on distingue seulement une portion antérieure large et une postérieure rétrécie. L'épithélium contient un grand nombre de corps en forme de bâtonnets, dont le rôle est mal connu.

Les fonctions de la trompe ne peuvent être douteuses : c'est évidemment une arme, un appareil de défense. Cependant on n'a jamais vu les Némertes en faire usage spontanément; elles la font saillir au moment où elles meurent.

Au point de vue morphologique, c'est un organe spécial, distinct du système digestif, bien qu'il vienne, chez quelques Némertes (*Amphiporus*, *Malacobdella*, *Geonemertes palæensis*), s'ouvrir dans le pharynx. Elle est l'homologue de la trompe des *Prostomum* (Turbellariés Rhabdocèles), qui n'est qu'un long prolongement de la paroi du corps.

Lorsque la trompe se dévagine, la chambre musculaire est portée à la partie antérieure extrême, qui se termine dès lors par le stylet.

Téguments des Némertes. — L'ectoderme des Némertes est très épais et difficile à étudier. Il est formé de cellules de longueurs différentes, attachées toutes à une même membrane basilaire. Comme la partie principale de leur corps est placée à des niveaux différents, on peut diviser cette assise exodermique en plusieurs couches, qui sont successivement : 1° des cellules triangulaires à plateau externe, mêlées de cellules sensorielles et tactiles; 2° un stroma continu, avec de nombreux noyaux, sur

lequel s'appuient les éléments précédents; 3° une couche interne de glandes unicellulaires sécrétant un mucus, au milieu duquel sont épars des corps réfringents homogènes, analogues aux rhabdites. En dedans, se trouve une épaisse membrane basilaire, distincte surtout chez les Palæonémertines. Puis viennent successivement des fibres musculaires circulaires et longitudinales. La couche externe, très épaisse chez les Schizonémertines, manque chez les Hoplonémertines.

Ce schéma général se modifie beaucoup par la prépondérance de telle ou telle partie, si bien que le tégument de chacun des genres de Némertes a une configuration différente.

Parenchyme des Némertes. — Chez les Némertes, tout l'espace compris entre l'exoderme d'une part, la trompe et le tube digestif de l'autre, est occupé par un parenchyme dont la plus grande partie est formée d'une substance gélatineuse compacte, qui, d'après les observations et les analyses de Krukenberg, est identique à la mésoglée des Cœlentérés. Parfois, elle s'épaissit et devient stratifiée ou fibrillaire. C'est à cette formation que l'on doit rapporter la *membrane basilaire* sur laquelle repose l'hypoderme, et qui surmonte immédiatement les muscles tégumentaires. Son épaisseur devient souvent telle qu'on peut la diviser en plusieurs couches successives (Palæonémertines). Parfois même, une seconde membrane basilaire se développe dans l'épaisseur de l'hypoderme, laissant en dessous d'elle des éléments glandulaires très serrés.

Les éléments figurés qui se montrent dans ce parenchyme sont très rares et se réduisent, en général, à de simples noyaux fort clairsemés. Dans la membrane basale hypodermique, on peut toutefois apercevoir quelques cellules vésiculaires ou étoilées, mais surtout (Palæonémertines) des cellules pigmentaires. Encore Hubrecht les regarde-t-il comme des parasites unicellaires.

C'est là ce qui représente uniquement le mésoderme. Il n'y a pas autre chose entre l'épithélium intestinal et l'exoderme.

Espaces sanguins des Némertes. — Les espaces sanguins ne doivent être considérés que comme des cavités secondairement creusées dans la mésoglée. Ils communiquent en plusieurs endroits avec la cavité de la gaine de la trompe, et sont avec celle-ci les derniers restes du cœlome.

Autour de ces espaces, le tissu conjonctif s'organise en un endothélium, qui en fait des vaisseaux parfaits. Ce caractère, pour quelques auteurs, rapprocherait les Némertes des Annélides; mais ce rapprochement est plus qu'aventuré, car l'homologie des deux formations n'a rien de prouvé.

La partie fondamentale de cet appareil circulatoire est constituée par deux canaux longitudinaux, placés latéralement et communiquant en avant et en arrière. Dans la portion postérieure du corps, ce sont toujours de vrais vaisseaux, mais antérieurement ils peuvent consister en de simples lacunes creusées dans la mésoglée. Ce type est réalisé chez les *Palæonémertines* inférieures (*Carinella*, *Carinoma*). Dans les autres (fig. 344) (*Polia*, *Valencinia*) s'ajoute un troisième vaisseau longitudinal, placé au-dessus du tube digestif, qui passe dans la gaine de la trompe, et va s'ouvrir au-dessous de celle-ci dans la lacune de la tête, tandis qu'en arrière il s'unit aux deux vaisseaux latéraux; ceux-ci restent lacunaires sur une grande partie de leur trajet et n'ont qu'un très petit nombre d'anastomoses.

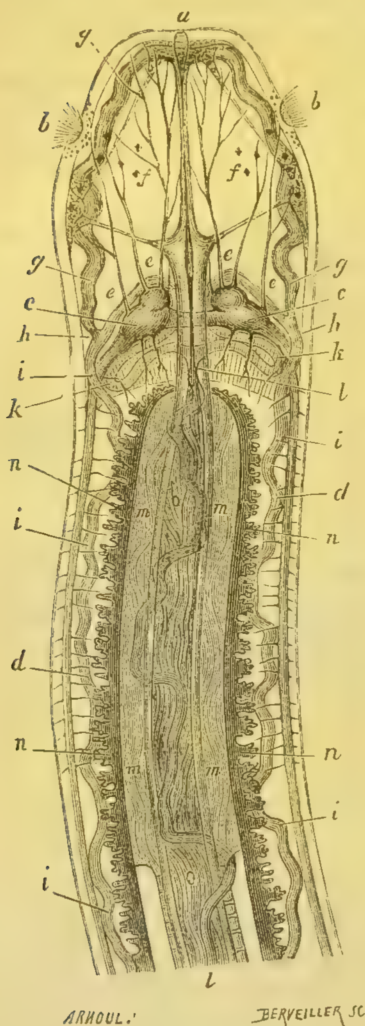


Fig. 344. — Portion antérieure de *Borlasia camillea*. — *a*, orifice de la trompe; *b*, fossettes céphaliques; *c*, lobes du cerveau, réunis par deux bandelettes péri-proboscidiennes; *d*, troncs nerveux longitudinaux; *e*, nerfs céphaliques; *f*, ocelles; *g*, anse vasculaire céphalique; *l*, vaisseau médio-dorsal; *k*, ses branches destinées au cerveau, venant se jeter, en *h*, dans les vaisseaux latéraux, *i*; *m*, gaîne de la trompe; *n*, glandes génitales.

Chez les *Schizonémertines*, la portion lacunaire se réduit beaucoup. De très nombreuses anastomoses transversales réunissent les trois canaux dans la région dorsale.

Enfin l'appareil circulatoire des *Hoplonémertines* est entièrement clos, et les trois vaisseaux sont unis, en avant par un anneau vasculaire complet, en arrière par de nombreuses anastomoses. Les vaisseaux, dans ce groupe seul, présentent des ramifications. Il y circule un liquide tenant en suspension des corpuscules ovales, colorés en rouge par l'hémoglobine dans le *Drepanophorus*.

Tube digestif des Némertes. — Le tube digestif des Némertes se laisse plus facilement comparer à celui des Annélides qu'à celui

des autres Plathelminthes. Il est en effet rectiligne et ouvert à ses deux extrémités. La bouche est située en arrière des ganglions cérébroïdes, sauf chez les *Hoplonémertines* où elle s'ouvre en avant. Le pharynx disparaît, rendu inutile par la présence d'une trompe indépendante du tube digestif. Il est remplacé par un œsophage simple, peu musculeux, où débouchent fréquemment des glandes salivaires.

L'intestin médian présente des culs-de-sac latéraux, disposés par paires et alternant avec les glandes génitales. Il n'a pas de paroi musculaire, et ses éléments peuvent se détacher pour tomber à l'intérieur du tube. Dans la *Malacobdelle*, le tube digestif se réduit à un tube droit, simple, ouvert à ses deux extrémités.

Appareil excréteur. — Les observations d'Oudemans, confirmées par Hubrecht, nous ont fait connaître l'appareil néphridien d'un grand nombre de Némertes.

Dans les types inférieurs (*Palæonémertines*), ce n'est qu'une portion de l'appareil circulatoire lacunaire, à peine différenciée pour la fonction glandulaire.

Dans la *Carinella*, la paroi externe des deux vaisseaux longitudinaux est épaissie dans la région de l'œsophage, et prend une structure glandulaire; c'est la *glande néphridienne*. Le long de cette région, court un canal longitudinal, accolé au vaisseau, mais séparé de lui par une mince membrane. C'est le *réservoir néphridien*. Il n'est pas cilié, et de nombreuses ouvertures le mettent en rapport avec les espaces interstitiels de la glande. Chacun des deux réservoirs se continue par un canal, qui vient déboucher au dehors au-dessus du nerf latéral. Ce dernier trait est commun à toutes les Némertes; mais dans les types plus élevés, l'appareil excréteur se différencie: la fonction glandulaire tend à être dévolue exclusivement au réservoir néphridien, dont les parois se tapissent d'un épithélium élevé vibratile. Encore en large communication avec l'appareil sanguin dans certains types (*Carinoma Armandi*), il en devient de plus en plus indépendant dans les autres.

Chez les *Schizonémertines*, le réservoir est remplacé par un réseau de canaux courant dans les espaces lacunaires de la région œsophagienne. Mais en général, il n'existe qu'un seul canal excréteur. Ce nombre augmente toutefois chez les *Polia*, les *Lineus*, les *Valencinia*, où il existe pour chaque organe néphridien deux canaux excréteurs, suivant les nerfs latéraux, et unis par de nombreuses anastomoses.

Cet appareil néphridien présente avec celui des autres Plathelminthes presque autant de différences que de ressemblances.

Si, en effet, nous trouvons réalisées la disposition arborescente caractéristique et la présence de deux canaux ou de deux faisceaux de canaux longitudinaux, d'autre part, on n'a pas encore décrit chez les Némertes les entonnoirs ciliés et les flammes vibratiles, si généralement répandus dans les autres ordres ; ces canaux sont tapissés d'un épithélium vibratile au lieu d'être intracellulaires.

Enfin, s'il était prouvé, comme le pense Oudemans, que, dans le type primitif, cet appareil n'est qu'une portion différenciée du système vasculaire sanguin, la question deviendrait encore plus obscure, puisque dans ce cas l'on s'éloignerait encore des Annélides, chez lesquelles l'appareil est distinct de l'appareil sanguin. L'homologie des appareils, admise par Lang, ne peut être établie sûrement que par de nouvelles recherches sur les formes inférieures de Némertes.

Système nerveux des Némertes. — Les travaux de Kennel, Graff, Hubrecht, Mac Intosh nous ont fait connaître le système nerveux des Némertes, mais ne permettent pas encore de l'homologuer complètement avec celui des autres Plathelminthes. Le système nerveux central comprend constamment (fig. 345) : 1° deux ganglions volumineux (C) situés sur les côtés de la bouche et réunis par deux commissures, l'une courte et épaisse passant au-dessus de la trompe ; la seconde plus grêle, au-dessous de celle-ci ; 2° deux cordons longitudinaux (*cl*), situés sur la face ventrale ; 3° deux ganglions latéraux (*gfc*), adjacents aux cérébroïdes, situés à la naissance des cordons latéraux, et en relation avec les fossettes céphaliques (*fc*).

Le caractère essentiel du système nerveux des Némertes est le collier qui entoure la trompe. De la commissure supérieure part en outre fréquemment un petit filet nerveux, qui se prolonge sur la ligne médiane tout le long de la trompe (*tr*) (*Schizonémertines*).

Des commissures circulaires unissent les cordons longitudinaux ; elles sont régulièrement disposées chez les *Hoplonémertines*. Mais chez les *Schizo-* et les *Palæo-némertines*, il s'y superpose un réseau nerveux à mailles serrées, s'étendant d'une façon continue tout le long du corps entre les deux couches musculaires ; c'est avec ce réseau que se trouvent intriquées les anastomoses circulaires, dès lors peu distinctes.

La place des cordons et du cerveau est très variable. Ils sont situés tantôt dans l'hypoderme ou immédiatement au-dessous (*Carinella*), tantôt dans la musculature de la paroi (*Cerebratulus*), tantôt plus profondément (*Amphiporus*). Ces variations rappellent celles que nous avons constatées chez les Annélides.

Pour homologuer le système nerveux des Némertes avec celui des autres Plathelminthes, il faut évidemment s'adresser au groupe des Triclades, qui, *a priori*, en paraît le plus voisin. L'homologie du cerveau, des cordons longitudinaux et des anastomoses se fait sans difficulté. Mais que représente la commissure

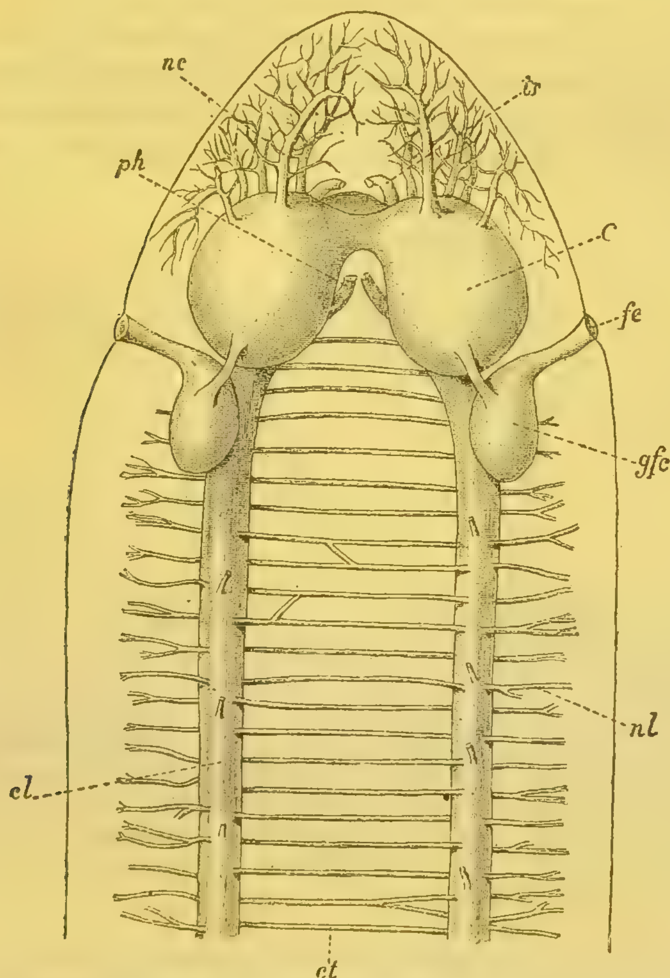


Fig. 345. — Système nerveux d'une Némerte (*Drepanophora Lankesteri*). — C, ganglions cérébroïdes; *nc*, nerfs céphaliques; *tr*, nerfs de la trompe; *ph*, nerfs du pharynx; *fc*, fossettes céphaliques; *gfc*, leurs ganglions spéciaux; *cl*, cordons nerveux latéraux; *nl*, commissures circulaires (HUBRECHT).

sus-proboscidienne? Il semble, d'après Lang, que ce soit une formation nouvelle et spéciale aux Némertes, comme la trompe elle-même. Elle est en effet peu développée chez les Némertes inférieures (*Carinella*, *Malacobdella*), et se manifeste avec d'autant plus de netteté que la trompe est plus complètement différenciée.

ORGANES DES SENS. — Les organes des sens sont peu différenciés chez les Némertes.

On a décrit en divers points du corps des soies tactiles; des otocystes existent chez un certain nombre d'Hoplonémertines; les seuls organes ayant quelque importance sont les organes visuels et les *fossettes céphaliques*.

L'appareil visuel des Némertes est tout à fait rudimentaire : il est réduit à de petites taches pigmentaires, éparses sur le cerveau. Chacune d'elles se compose d'une cupule pigmentaire formée de bâtonnets avec des corpuscules bruns. A l'ouverture de la coupe se trouve une masse hyaline réfringente, en forme de lentille ou de cône tronqué et formée d'éléments à contours

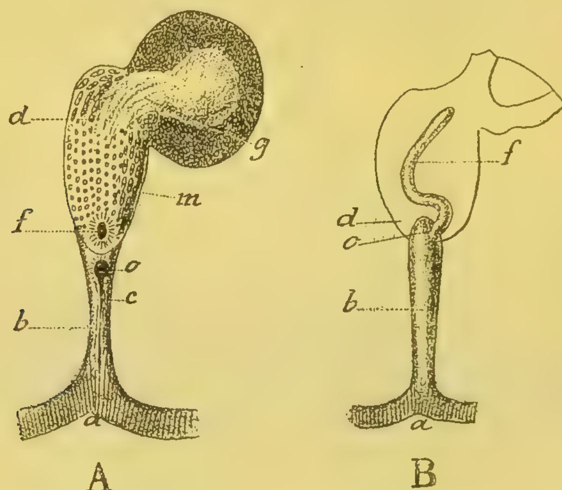


Fig. 346. — Fossette céphalique de la *Valencinia longirostris*. — A, coupe passant par le lobe postérieur du cerveau. — B, Schéma montrant la disposition spéciale du canal dans le ganglion spécial. — *a*, entrée du conduit; *b*, canal extérieur large; *c*, sillon qui conduit à l'orifice, *o*, du petit conduit; *f*, conduit interne étroit, coupé en A; *d*, zone des cellules nerveuses; *g*, continuité des fibres du cerveau et du ganglion; *m*, zone des cellules glandulaires (Joubin).

polygonaux avec un noyau très net, constitution tout à fait spéciale et qui ne se retrouve dans aucun type de Vers (1).

Fossettes céphaliques des Némertes (fig. 346). — Les fossettes ciliées, qu'on rencontre sur les côtés de la tête de toutes les Némertes, n'ont pas l'importance phylogénétique qu'on a voulu leur attribuer. Ce ne sont pas non plus des organes respiratoires, et elles ne peuvent même pas être considérées comme destinées à la respiration spéciale des ganglions nerveux, comme l'a supposé Hubrecht. Ce sont en effet simplement des culs-de-sac épithéliaux riches en éléments glandulaires et en éléments sensitifs, et doublés par des couches nerveuses variables (Dewoletzky). Le type pri-

(1) Jourdan. *Les sens chez les animaux inférieurs*, 1889.

mitif (*Carinella annulata*) est très simple : c'est une invagination épithéliale plus ou moins marquée, où on trouve, notamment chez les *Carinella inexpectata*, *Polia*, *Valencinia*, des éléments ganglionnaires assez nets. Chez les autres *Schizonémertines*, cet organe se complique et a un vestibule cilié, auquel fait suite un canal tapissé de cellules indifférentes, dont la zone moyenne est en relation par un épais cordon nerveux avec un lobe très différencié de la masse cérébrale.

Enfin, chez les *Hoplonémertines*, l'ensemble de l'organe est profondément enfoncé dans le tissu conjonctif. Il n'y a plus qu'une sorte de cellules épithéliales, qu'il est impossible de séparer des prolongements fibrillaires de la masse nerveuse. La partie latérale du canal s'élargit, et se plisse en une gouttière dont la partie médiane se différencie encore.

Si les observations de Dewoletzky sont exactes, le rôle sensoriel de l'organe n'est pas douteux. Il est incontestable que les plus grandes ressemblances existent, surtout chez les Schizonémertines, entre ces fossettes et d'autres qu'on rencontre dans plusieurs autres groupes d'animaux aquatiques (organe de Gegenbaur des Ptéropodes, organe de Lacaze-Duthiers des Pulmonés).

Néanmoins, cette manière de voir n'est pas acceptée sans réserves par Vogt et Yung, d'après lesquels les organes latéraux chez le *Tetrastemma* seraient de nature glandulaire, auraient des connexions avec l'appareil circulatoire, et seraient les homologues des néphridies des Annélides.

Appareil génital des Némertes. — Les sexes sont séparés chez les Némertes : les organes génitaux sont semblables dans les deux sexes ; ils sont très simples et s'écartent absolument de tout ce que nous avons constaté chez les autres Plathelminthes. Les glandes génitales sont de petits sacs, placés dans le parenchyme sur deux rangées longitudinales. Leur disposition est irrégulièrement métamérique ; elle suit celle des diverticules du tube digestif et des anneaux nerveux ; elles peuvent cependant être plus serrées et irrégulièrement placées. Ces sacs sont d'abord identiques et contiennent chacun une cellule volumineuse, qui donne, suivant les cas, un œuf ou un faisceau de spermatozoïdes. Ces éléments sont expulsés par des tubes temporaires, formés seulement au moment de la maturité : chaque sac a son canal particulier. Parfois le développement de l'embryon se produit dans les ovisacs.

Les métamorphoses des Némertes sont très caractérisées surtout chez les *Schizonémertines*. L'œuf produit une gastrula, dont la cavité devient l'archentéron larvaire. De chaque côté de la bouche se développe un large appendice, tandis que la face dorsale devient pointue et est surmontée d'un

flagellum. Cette larve en forme de casque est connue sous le nom de *Pilidium* (fig. 347). Ce n'est qu'une forme transitoire. Ce n'est pas en effet par une transformation de celle-ci, mais par un tout autre procédé que doit se former la Némerte. Il se produit quatre invaginations ectodermiques qui se réunissent et isolent à l'intérieur du Pilidium un organisme pourvu d'un ectoderme secondaire et d'un archenteron. Ce sera la jeune Némerte : le tégument du Pilidium sert simplement d'enveloppe larvaire : il se déchire pour l'éclosion de la larve définitive.

Les Némertes supérieures, c'est-à-dire les *Hoplonémertines*, se développent sans métamorphoses; mais Barrois a démontré que c'était là un phénomène d'abréviation des métamorphoses qu'on rencontre chez les Némertes inférieures. Cela nous prouve que les Némertes ne sont pas des formes primitives et qu'elles ont dû subir une évolution compliquée. L'étude anatomique

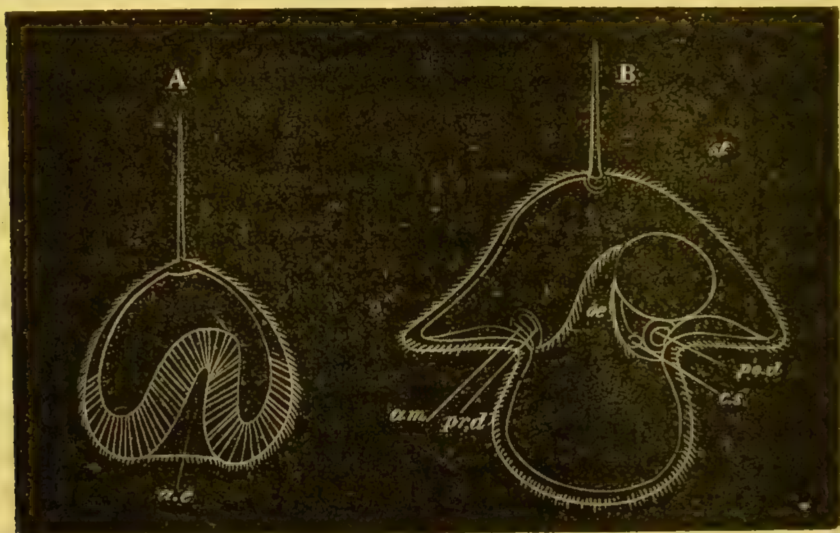


Fig. 347. — Deux stades du développement du *Pilidium*. — *a.e*, archenteron; *oe*, œsophage; *st*, estomac; *am*, amnios; *pr.d*, disque prostomial; *po.d*, disque métastomial; *cs*, sac céphalique (Metschnikoff).

suffit d'ailleurs à émettre cette opinion et l'embryogénie ne nous apporte qu'une preuve de plus.

Affinités des Némertes. — En ce qui concerne les affinités des Némertes, nous sommes encore en pleine hypothèse. Les Némertes ont été de bonne heure réunies aux Turbellariés, dont les rapprochent l'absence de cavité générale et de métamérisation, le revêtement cilié du tégument. Puis on les a rapprochées des Annélides, en vertu de la présence d'un appareil circulatoire et d'un anus. La *trompe* est un organe bien spécial aux Némertes, et son homologie est des plus difficiles à déterminer. L'embryogénie ne nous apprend rien, sinon que les Némertes sont des formes qui ont dû subir des modifications profondes : les types de développement sans métamorphoses ne peuvent même pas servir à élucider la question, car il résulte des travaux de Barrois et d'Hubrecht, qu'ils proviennent simplement d'un raccourcissement des phénomènes compliqués dont la larve Pilidium est le siège chez les Schizonémertines. La transition aux Hirudinées, qu'on pourrait être tenté de chercher dans le genre parasite *Malacobdella*, est illusoire; la Malacobdelle est bien une Némerte, et n'a des Hirudinées que la ventouse postérieure. On a même comparé les Némertes aux Géphyriens, le mâle, si réduit et si curieux, de la Bonellie formant le passage. Enfin Hubrecht les rapproche à la fois des *Chordata* et des Cœlentérés (1).

(1) Les Némertes sont, pour Hubrecht, des formes tout à fait primitives,

Pour nous, les Némertes forment un type des Plathelminthes, type spécial, très homogène, où l'on observe tous les stades de différenciation, depuis les formes intéressantes, tout nouvellement étudiées, des Palæonémertines, jusqu'aux Hoplonémertines, plus élevées en organisation. Ce sont incontestablement les Palæonémertines, avec leurs fossettes latérales, leur trompe et leur appareil circulatoire réduits, avec leur réseau nerveux périphérique et leurs longs culs-de-sac intestinaux, qui se rapprochent le plus des Turbellariés.

provenant sans doute des Cœlentérés. Les *Protonémertines* (*Urnemerten*) sont à ce point de vue les ancêtres communs des Némertes et des *Chordata*. Le système nerveux rayonnant des Cœlentérés se transforme chez elles en deux cordons latéraux et un médio-dorsal. Ce dernier prend la prépondérance chez les *Chordata* et surtout chez les Vertébrés. Les premiers correspondraient au nerf vague. On trouve, suivant Hubrecht, des rudiments de l'hypophyse et de la notocorde. Les fossettes céphaliques seraient des fentes branchiales obturées, et conservant encore le rôle respiratoire. Nous avons vu que Dewoletsky combat cette conclusion.

CHAPITRE XI

MOLLUSQUES

CLASSIFICATION

CLASSE I. — AMPHINEURES (= ISOPLEURES).

I. O. Solenogastres (1). — Ex. : *Proneomenia, Neomenia, Chætoderma.*

II. O. Placophores (2). — Ex. : *Chiton, Cryptochiton, Acanthopleura.*

CLASSE II. — GASTÉROPODES.

SOUS-CLASSE I. — PROSOBRANCHES (3).

I. O. Diotocardes (= **Aspidobranches** = **Rhipidoglosses**) (4).

1. S.-O. Homonéphridés. — Ex. : *Fissurella* (5), *Pleurotomaria* (?)

2. S.-O. Hétéronéphridés. — Ex. : *Haliotis* (6), *Turbo, Trochus.*

3. S.-O. Mononéphridés (= ***Orthoneuroïdes***). — Ex. : *Nerita, Navicella, Helicina.*

II. O. Hétérocardes (= **Docoglosses**). — Ex. : *Patella* (7), *Lottia, Tectura, Lepeta.*

III. O. Monotocardes (= **Scutibranches**).

1. S.-O. Ténioglosses.

1. ROSTRIFÈRES. — Ex. : *Littorina, Cyclostoma* (8), *Rissoa, Hydrobia, Truncatella, Hipponyx, Capulus, Calyptræa, Melania, Cerithium, Vermetus, Turritella, Chenopus, Strombus, Paludina; — Valvata.*

2. PROBOSCIDIFÈRES. — Ex. : *Scalaria, Solarium; — Tritonium, Cassis, Cassidaria, Ranella, Dolium, Ficula.*

3. SEMI-PROBOSCIDIFÈRES. — Ex. : *Cypræa, Natica, Janthina* (?).

2. S.-O. Hétéropodes (9). — Ex. : *Atlanta; — Carinaria, Pterotrachæa.*

3. S.-O. Sténoglosses.

(1) HUBRECHT. Q. J., t. XXII, 1882; B. Sc. Nord. t. XIV, 1882.
(2) BELA HALLER. *Die Chitonen von Adria.* Arb. Wien., t. IV, 1882.
(3) BOUVIER. A. S. N. 7e série, t. III, 1887.
(4) BELA HALLER. *Rhipidoglosses marins,* M. J. t. IX, 1883.
(5) BOUTAN. A. Z. E., 2e série, t. IV, 1886.
(6) WEGMANN. A. Z. E., 2e série, t. II, 1884.
(7) HARVEY GIBBSON. *Trans. Roy. Soc. Edimburgh.,* t. XXIII, 1884-85.
(8) GARNAULT. *Thèse de Doctorat,* 1887.
(9) C. VOGT. *Hétéropodes et Ptéropodes.* Leipzig. 1853.

1. Méronéphridiens. — Ex. : *Voluta, Oliva, Marginella, Harpa; — Pleurotoma, Terebra, Conus.*

2. Pycnonéphridiens. — Ex. : *Turbinella, Fusus, Mitra, Buccinum, Murex, Purpura.*

Sous-classe II. — Pulmonés.

I. O. **Basommatophores.** — Ex. : *Auricula, Lymnæus, Physa, Planorbis, Ancylus.*

II. O. **Stylommatophores.** — Ex. : *Oncidium; — Helix, Bulimus, Pupa, Clausilia, Testacella, Limax, Arion.*

Sous-classe III. — Opisthobranches.

I. O. **Tectibranches** (1). — Ex. : *Actæon, Bulla, Acera, Philine, Doridium, Gastropteron; — Aplysia, Pleurobranchus, Umbrella.*

II. O. **Ptéropodes** (2).

1. S.-O. Thécosomes. — *Limacina, Peraclis, Clio, Cymbulia.*

2. S.-O. Gymnosomes. — *Pneumodermon, Dexiobranchæa, Clione, Halopsyche*, etc.

III. O. **Nudibranches** (3). — Ex. : *Phyllidia; — Doris; — Tritonia, Tethys; — Æolidia; Limapontia, Elysia; — Phyllirhoe; — Rhodope.*

CLASSE III. — SCAPHOPODES. — Ex. : *Dentalium* (4).

CLASSE IV. — LAMELLIBRANCHES (= PÉLÉCYPODES) (5).

I. O. **Protobranches.** — Ex. : *Nucula, Solenomya.*

II. O. **Filibranches.** — Ex. : Taxodontes : *Arca*, etc. — Dysodontes : *Anomya*, etc. — Hétérodontes : *Mytilus*, etc.

III. O. **Pseudolamellibranches** (Dysodontes). — Ex. : *Avicula, Ostræa, Perna, Pecten.*

IV. O. **Eulamellibranches.**

1. S.-O. Asiphonés. — Ex. : *Unio, Anodonta.*

2. S.-O. Siphonés.

1. Intégripalléaux. — Ex. : *Cyprina, Cyclas, Astarte, Lucina, Cardium, Tridacna, Chama.*

2. Sinupalléaux. — Ex. : *Venus, Mactra, Tellina, Mya, Anatina, Pholas, Teredo, Gastrochæna, Aspergillum.*

V. O. **Septibranches.** — Ex. : *Poromya, Cuspidaria.*

CLASSE V. — CÉPHALOPODES (6).

I. O. **Tétrabranchiaux.** — *Nautilus.*

II. O. **Dibranchiaux.**

(1) Vayssière. A. S. N., 6e série, t. IX, 1880.

(2) Pelseneer. *Challenger Reports*, part. LXVI. 1887.

(3) Bergh. *Challenger Reports*, t. X, 1884. — Trinchese. *Att. Acad. Lyncei*, 3e série, t. XI, 1880. — Alder et Hancock. *Roy. Soc.*, 1845.

(4) De Lacaze Duthiers. A. S. N. 4e série, t. VI, VII, VIII, 1855-57. — Fol. A. Z. E., 2e série, t. IX, 1889. — Plate. Z. A., t. XI.

(5) Pelseneer. A. B., t. XI, 1891.

(6) Hoyle. *Challenger Reports*, t. XVI, 1886.

1. S.-O. Octopodes. — Ex. : *Octopus, Eledone, Tremoctopus, Argonauta, Chiroteuthis.*

2. S.-O. Décapodes. — *Spirula, Sepia, Sepiola, Loligo.*

Généralités. Définition. — L'embranchement des *Mollusques* constitue un ensemble tellement homogène, qu'il reste à peu près tel aujourd'hui que l'avait délimité Cuvier. Les modifications qu'il a subies se résument dans la séparation des Cirripèdes, des Brachiopodes et des Tuniciers, qu'une étude plus approfondie a fait reconnaître comme devant être placés ailleurs. Cependant, malgré cette homogénéité, il est difficile d'en donner une définition à la fois nette et précise. Quoi qu'on en ait dit souvent, il n'existe pas plus de type pour les Mollusques que pour les autres embranchements ; tout au plus peut-on indiquer un ensemble de caractères qui s'appliquent à un certain nombre d'entre eux, mais qui tous manquent de généralité. On arrive ainsi à la définition approchée suivante : *Animaux à téguments richement pourvus de cellules glandulaires sécrétant un mucus visqueux ; — à symétrie bilatérale primordiale, mais en général profondément modifiée dans le cours du développement ontogénique et phylogénique ; — corps dépourvu de segmentation nette, et creusé d'un cœlome libre ; — un repli cutané, le manteau, sécrète souvent une coquille ; — une formation musculaire ventrale, de forme extrêmement variable, le pied, sert d'appareil locomoteur.*

Au point de vue de l'anatomie interne, quelques traits se retrouvent dans divers types :

1° La tendance au rapprochement de l'anus et de la bouche, entraînant la courbure en U du tube digestif. Ce rapprochement est obtenu soit par une flexion ventrale (*Céphalopodes, Scaphopodes*), soit par une torsion latérale (*Gastéropodes*) ;

2° La présence d'une énorme glande débouchant dans l'estomac, l'*hépato-pancréas* ;

3° Un *cœur artériel* et des artères se continuant par des *lacunes veineuses* ;

4° La formation de *branchies*, protégées dans une *cavité spéciale, formée par le repli du manteau* ;

5° Une ou deux *néphridies*, mettant en communication le cœlome ou son représentant avec l'extérieur ;

6° Un système nerveux présentant au moins *deux colliers œsophagiens*, résultant l'un de l'union du cerveau avec les ganglions pédieux, l'autre de l'union du cerveau avec les ganglions viscéraux.

Nous allons voir, en étudiant les divers groupes de Mollusques,

comment ces divers caractères se modifient et se transforment plus ou moins complètement.

Nature dérivée des mollusques. — Quel que soit le type considéré, les Mollusques doivent être régardés comme des êtres déjà bien différenciés. Les plus simples d'entre eux ont une organisation complexe et laissent supposer une longue suite de modifications dans les descendances antérieures. Il faut donc chercher en dehors de l'embranchement les formes ancestrales d'où il dérive; il ne constitue donc pas une série distincte et indépendante. Nous verrons dans les pages suivantes que son origine semble devoir se retrouver dans le groupe des Annélides. Les Mollusques sont donc un embranchement se rattachant à la grande série des Néphridiés.

§ 1. *Morphologie extérieure.*

Morphologie des amphineures. — Les Mollusques les plus simples ont été réunis dans le groupe des Amphineures (= *Isopleures*),

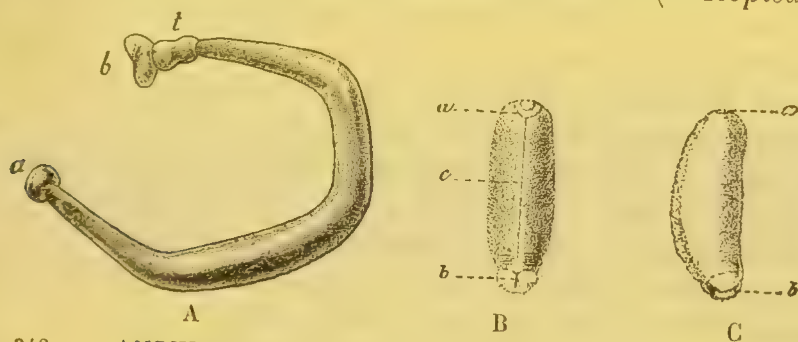


Fig. 348. — AMPHINEURES. — A, *Chætoderma nitidulum* : *b*, bouche ; *t*, trompe dévaginée ; *a*, repli palléal de l'extrémité postérieure du corps, limitant une cavité sphérique, où se tiennent les branchies rétractées, et l'anus (Graff). — B et C, *Neomenia carinata*, vue en dessus et en dessous : *a*, bouche ; *b*, anus ; *c*, sillon pédieux ventral (Tullberg).

qui représentent pour nous les types les plus voisins de la forme ancestrale commune. Parmi eux, trois genres sont plus spécialement remarquables par leurs caractères primitifs : ce sont les *Chætoderma*, *Neomenia* et *Proneomenia* réunis dans le groupe des Solenogastres. Les autres Amphineures présentent un caractère assez net de spécialisation : ce sont les Placophores, c'est-à-dire les *Chitons* et leurs alliés.

Les Solenogastres ont un corps allongé et cylindrique, qui les a longtemps fait ranger parmi les Vers. La bouche et l'anus occupent les deux extrémités, et les diverses parties du corps sont totalement indistinctes.

Le pied n'existe pas chez le *Chætoderma* (fig. 348, A) ; chez la

Neomenia (fig. 348 B et C, *c*), il est représenté par une petite lamelle logée dans un sillon longitudinal courant sur la ligne médio-ventrale. Le manteau se réduit à un repli lobé entourant l'anus; rudimentaire chez la *Neomenia*, il se développe chez le *Chætoderma* (fig. 348 A, *a*), et forme une cavité sphérique où sont enfermées les branchies et où débouche l'anus (fig. 393 A).

Les Placophores sont déjà bien plus spécialisés. Le pied s'est développé en une large sole ventrale, tandis que le manteau s'est nettement différencié en un repli continu, courant tout le long des côtés du corps et recouvrant les lamelles branchiales dans un profond sillon palléal (fig. 402).

Morphologie extérieure des gastéropodes. Torsion. — Les plus proches parents des Amphineures sont les Gastéropodes, caractérisés par le développement considérable de la sole ventrale, qui forme le *pied*, et sur laquelle rampe l'animal.

Il est naturel de supposer que les Gastéropodes descendent d'animaux symétriques comme les Amphineures ; mais un caractère tout à fait spécial à ce groupe consiste dans une *torsion latérale du corps*, qui amène la région postérieure en avant, en passant par le côté droit, et entraîne une remarquable asymétrie. Dans ce mouvement, l'anus est rapproché de la bouche, et le tube digestif prend la forme d'U, caractéristique des Gastéropodes. Les organes entourant l'anus, c'est-à-dire la cavité palléale, les branchies, le cœur, les néphridies, etc., l'accompagnent dans son mouvement et viennent se placer ainsi antérieurement.

La portion ventrale de l'animal, qui comprend la tête et le pied, ne participe pas à la torsion et garde sa symétrie première: c'est la portion céphalodieuse. La masse viscérale, qui s'est accrue dans d'énormes proportions, subit seule le mouvement de torsion ; mais, en même temps, elle a subi un enroulement en spirale, qui lui permet d'occuper le même volume dans un espace relativement restreint. Il faut se garder de confondre cet enroulement avec la torsion ; bien que l'un puisse être la conséquence de l'autre, on n'a jamais montré quel rapport pouvait exister entre ces deux mouvements.

Disparition graduelle de la symétrie bilatérale chez les prosobranches. — On ne connaît actuellement aucun Gastéropode qui ait conservé la symétrie primitive : tous ont subi dans le plan de leur organisation des modifications du genre de celles que nous venons de décrire ; néanmoins, la symétrie externe peut être retrouvée à des degrés divers, c'est ce que va nous montrer l'examens de *Prosobranches*, chez lesquels la torsion a amené les branchies dans la région céphalique, *en avant du cœur*.

On conçoit, en effet, que si la torsion est de 180°, elle se manifestera seulement sur les organes internes, la symétrie extérieure étant conservée. C'est ce qui a lieu, parmi les *Diotocardes* inférieurs, chez la *Fissurelle*. L'anus est sur la ligne médiane, entouré de deux branchies symétriques; il existe deux reins, placés symétriquement, et deux oreillettes au cœur. Aucune trace d'enroulement n'est visible sur la masse viscérale, nous verrons tout à l'heure pourquoi.

Néanmoins la torsion subie est manifestement démontrée :

1° Par la position antérieure de l'anus et de la cavité palléale;

2° Par la torsion du système nerveux.

Il en résulte que si l'on voulait faire une comparaison morphologique rigoureuse de la Fissurelle aux Gastéropodes primitifs, il faudrait considérer la branchie droite comme étant une branchie gauche primitive, et inversement; il en serait de même des reins, des oreillettes, etc.

Chez les *Hétéronéphridés*, l'asymétrie s'accentue. Chez l'*Haliotis*, on peut admettre que la torsion est encore de 180°, ce qui ne changerait pas la symétrie externe. Mais la masse viscérale présente son enroulement spiral; elle se dispose sur le côté droit, en même temps que le muscle columellaire prend des proportions énormes; il repousse vers la gauche la cavité palléale et ses organes, rectum, branchies, etc. Les deux reins se différencient l'un de l'autre.

Chez les *Turbo*, les *Trochus*, etc., ce phénomène s'accentue encore; la moitié droite du corps, gênée dans son développement par la masse viscérale qui lui est accolée, subit un arrêt de développement, et les organes qu'elle renferme typiquement s'atrophient. Une branchie disparaît, les reins accusent davantage leur différenciation; l'oreillette droite se réduit et tend à disparaître.

Enfin chez les *Prosobranches monotocardes*, l'asymétrie atteint son maximum : le pied et la tête seuls gardent la disposition primitive; la cavité viscérale est rejetée sur le côté gauche; une oreillette, un rein, une branchie disparaissent, et le rectum, au lieu d'occuper le milieu de la cavité palléale, est placé sur le côté droit de cette cavité.

Cette dissymétrie complète est réalisée dans le plus grand nombre des Prosobranches. Si on voulait ramener un tel animal à sa symétrie première, il faudrait :

1° Dérouler le sac viscéral, qui prendrait alors la forme d'une longue masse conique s'élevant sur la sole ventrale;

2° Détruire la torsion du corps, c'est-à-dire ramener l'anus et les organes voisins en arrière, en passant par le côté droit;

3° Rétablir les organes qui ont été supprimés par l'enroulement et la torsion.

Nous retrouvons dans ces conditions le plan général d'organisation qui caractérise les Amphineures.

Gastéropodes dextres et sénestres. — L'immense majorité des Gastéropodes présente dans leur accroissement un enroulement de gauche à droite, c'est-à-dire dans le sens des aiguilles d'une montre. Il en résulte que la masse viscérale, comme la coquille qui la recouvre, est rejetée sur le côté droit. Nous venons de voir les conséquences de cette disposition dans la production de l'asymétrie des Gastéropodes. Or certains Gastéropodes s'écartent de la règle générale et s'enroulent de droite à gauche. Tandis que la plupart des types sont *dextres*, ces types sont *sénestres*. La sénestrorsité se manifeste parfois sur des individus anormaux, appartenant à des espèces normalement dextres, d'autres fois sur tous les individus d'une même région (*Helix aspersa*), d'autres fois encore sur des espèces entières (*Pirula perversa*, *Helix cicatricosa*) ou enfin sur des genres (*Triforis*, *Clausilia*, *Physa*). Si l'asymétrie résulte réellement de l'enroulement, les types sénestres devront montrer une transposition des organes et des orifices anal, génital, pulmonaire. C'est en effet ce que de Lacaze-Duthiers a vérifié chez les *Physes* et les *Planorbes* sénestres, et Bouvier chez le *Bulimus perversus*. Mais en même temps, ce dernier, étudiant les Ampullaridés sénestres (*Lanistes*, *Meladomus*), constatait que la sénestrorsité n'y changeait rien au mode d'asymétrie. Il en est de même, parmi les *Ptéropodes*, chez la *Limacina* et la larve spiralée de *Cymbulia*, où l'orifice génital, le pénis, l'anus, ainsi que le plus gros ganglion viscéral sont à droite.

Pour expliquer cette contradiction singulière, Simroth et Jhering avaient invoqué l'aplatissement de la spire; celle-ci, en se surbaissant peu à peu, arrive à être presque plane (*Planorbe*); si on admet qu'elle dépasse ce stade et devienne rentrante, on aura une coquille dextre, qui se sera transformée en coquille d'apparence sénestre; le sommet de la spire est devenu un faux ombilic. Récemment (1) Pelseneer, en étudiant les opercules, a apporté une preuve concluante de cette hypothèse; ceux-ci sont toujours enroulés en sens inverse de la coquille : sénestres chez les espèces dextres, ils sont dextres dans les espèces sénestres. Or l'opercule des espèces ci-dessus citées, quand il est spiralé, est nettement sénestre; on est donc en droit de dire que ces

(1) C. R., t. CXII, 1891.

types sont réellement dextres, et rentrent dans le cas général.

Réapparition d'une symétrie apparente chez les Prosobranches et les Pulmonés. — Certains types aberrants peuvent dépasser le stade général, et acquérir de nouveau une apparente symétrie bilatérale. C'est ce qui se passe pour la Fissurelle, qui, dans les premiers stades de son développement, présente une masse viscérale spiralée, et offre à ce moment une dissymétrie externe. Plus tard, le dernier tour de spire prend sur le reste une prédominance énorme, et la symétrie bilatérale réapparaît par régression de la portion enroulée de la masse viscérale.

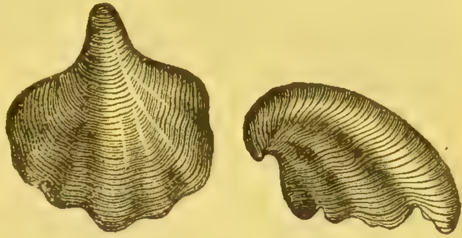


Fig. 349. — *Capulus vetustus.* Coquille, vue de face et de profil.

Ce phénomène se retrouve, plus complet encore, chez des êtres bien autrement différenciés et spécialisés, les *Patelles*, les *Hipponyx*, les *Capulus* (fig. 349), etc. Malgré l'apparente symétrie, la dissymétrie interne est absolue. Elle est aussi complète que dans les Prosobranches les plus caractérisés.

La symétrie peut apparaître d'une autre façon, comme cela a

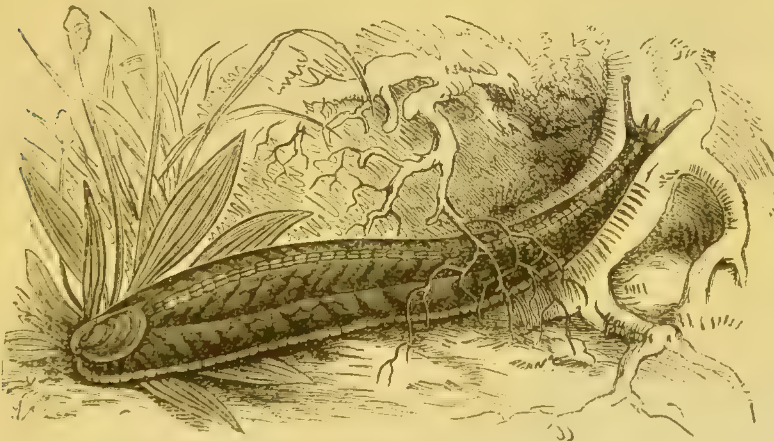


Fig. 350. — *Testacella haliotidea*, Drap.

lieu chez les Prosobranches nageurs, réunis sous le nom d'*Hétéropodes*. La masse viscérale se réduit dans de notables proportions aux dépens de la portion pédieuse. Elle semble rentrer en quelque sorte dans celle-ci, qui a gardé sa symétrie première.

La série des *Pulmonés* ne renferme que des types hautement différenciés, et présentant tous une dissymétrie interne très nette. Mais la symétrie externe, chez eux aussi, peut réapparaître en apparence, par réduction, chez *Limax*, *Arion*, etc., de la masse

viscérale, qui est enroulée chez l'*Helix*. Un stade de cette régression est présenté par la Testacelle (fig. 350), dont la masse viscérale est réduite à un petit tortillon situé à l'extrémité postérieure du corps.

MORPHOLOGIE DES OPISTHOBRANCHES. — Les *Opisthobranches Tectibranches* peuvent être considérés comme des Gastéropodes, chez lesquels la torsion a été poussée moins loin que chez les Prosobranches, et a simplement amené l'anus sur le côté droit. L'appareil branchial n'a pas de la sorte été amené en avant, il reste en arrière du cœur.

Les *Tectibranches*, comme les Pulmonés, n'ont aucun représentant archaïque. C'est un groupe terminal, dont tous les types sont nettement spécialisés. Ils doivent dériver d'un type très

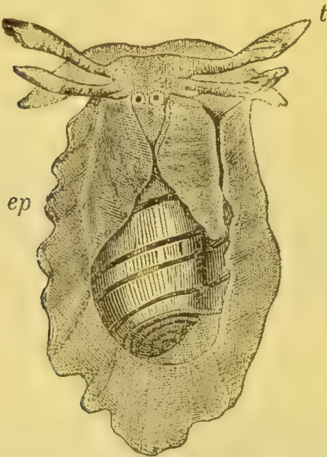


Fig. 351. — *Bulla*. — *t*, tentacule ; *ep*, lobes épipodiaux entourant la coquille.



Fig. 352. — *Limacina arctica* Cuv., grossie. — *n*, les nageoires épipodiales.

analogue au prototype des Prosobranches, mais on ne connait pas les termes de passage. Tous présentent une asymétrie caractérisée, due à l'enroulement de la masse viscérale. Les plus typiques ont en effet encore une masse viscérale enroulée en spirale et protégée par une coquille (*Actæon*, *Bulla* (fig. 351), etc.). Mais, comme chez les Pulmonés, cette masse viscérale subit, dans les autres *Opisthobranches*, une régression notable, et se cache sous des lobes dépendant du pied. Peu à peu, se reconstitue de la sorte une apparente symétrie externe. Mais celle-ci, qui n'est d'ailleurs jamais parfaite, est secondairement acquise, et est l'apanage des types les plus spécialisés. L'anatomie interne montre d'ailleurs une dissymétrie évidente. Il n'existe qu'une branchie, une oreillette, un rein.

D'après les recherches de Pelseneer, on doit réunir aux Tectibranches le groupe des PTÉROPODES, qui sont des Tectibranches

nageurs, comme les Hétéropodes sont des Prosobranches adaptés à la vie pélagique. La forme primitive à masse viscérale enroulée ne se rencontre que fort rarement (*Limacina*, fig. 352). Dans presque tous les types, la symétrie bilatérale externe est nettement réalisée ; mais on peut encore ici prouver que c'est un caractère secondaire, et non un état primitif. C'est ce que montre d'abord l'embryogénie ; la larve présente en effet tout d'abord une masse viscérale et une coquille spiralée, qui disparaissent ensuite (*Tiedemannia*, *Cymbulia*) ; c'est ce que montrent encore l'asymétrie des appareils branchial, urinaire, circulatoire, et la position de l'anus sur le côté.

Aux Tectibranches, on rattache en général étroitement le groupe des *Nudibranches*, caractérisé par l'absence totale de repli palléal et de coquille. Mais la parenté semble avoir été exagérée. On doit les considérer comme un ordre indépendant, un



Fig. 353. — *Æolidia papillosa* L. — B, bouclier céphalique ; T, tentacules ; *pb*, papilles branchiales.

peu aberrant, qui peut se rattacher aux Tectibranches, mais par un procédé difficile à expliquer en l'absence de formes de passage.

Le corps des *Nudibranches* est franchement bilatéral ; leur anus est placé sur la ligne médiane ; il n'y a donc eu, semble-t-il, aucune torsion, et rien, au premier abord, ne décèle la moindre asymétrie (fig. 353). Cependant les viscères internes sont très généralement asymétriques. Il existe un seul rein et une seule oreillette. Il est donc fort probable que, dans ce groupe aussi, la symétrie bilatérale est secondairement acquise. On peut supposer que les ancêtres de ces animaux étaient assez voisins des Amphineures, dont ils se rapprochaient par la position de l'anus, et l'absence de cavité palléale périanale. Mais ils ont dû, eux aussi, subir sinon une torsion, du moins un enroulement, qui a fait disparaître les organes manquant. Par suite d'une régression pareille à celle que nous ont montrée tous les autres groupes, la masse viscérale aurait disparu, et la symétrie se serait reproduite, plus parfaite encore que dans les types précédents, par suite de l'absence de la torsion.

Malheureusement, à l'heure actuelle, aucun type de transition ne nous est connu, et nous ne pouvons raisonner que par comparaison avec les autres groupes, pour lesquels d'ailleurs le mode d'évolution phylogénétique est d'une remarquable constance.

En résumé, d'une manière générale, le corps d'un Gastéropode quelconque peut se décomposer en deux parties : 1° une partie

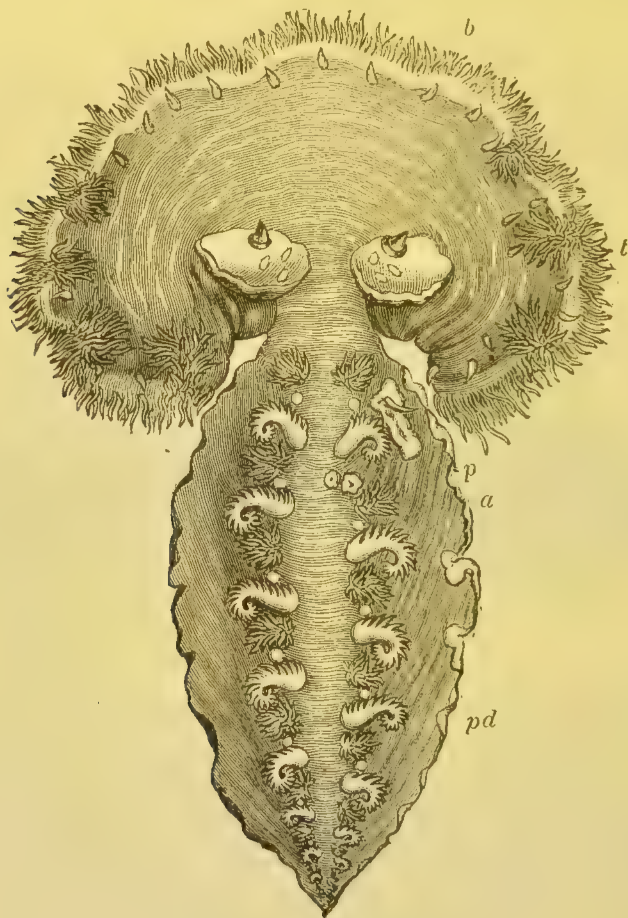


Fig. 354. — *Tethys leporina*, Cuv. — *b*, bouclier céphalique ; *t*, les deux tentacules ; *br*, branchies dorsales ; *a*, anus ; *p*, pénis et orifice génital ; *pd*, papilles dorsales caduques, considérées par de Lacaze-Duthiers, comme des parasites (*Phœnicurus*).

céphalopédieuse, en avant de laquelle est la *tête*, et dont la paroi inférieure est épaissie de façon à former la sole ventrale *pédieuse;* 2° une portion *abdominale*, généralement enroulée en spirale, manquant quelquefois. C'est le *sac viscéral.*

Les considérations que nous avons précédemment émises sur la torsion et l'enroulement nous ont fait connaître les traits principaux de la morphologie de la masse viscérale. Il nous reste à étudier la partie céphalopédieuse.

Morphologie de la tête chez les Gastéropodes. — La tête chez les Gastéropodes n'est que dans des cas fort rares distincte du reste du corps. Elle se continue directement avec lui sans ligne de démarcation. On la reconnaît toujours en ce qu'elle porte la bouche et les tentacules. Ces derniers, chez les Prosobranches et les Pulmonés, sont tapissés d'un riche épithélium sensoriel, et nettement spécialisés comme organes des sens. Ils sont en général au nombre de deux, parfois bifurqués ; chez les *Pulmonés Stylommatophores* (sauf chez l'*Onchidium*) il en existe quatre. Dans ce groupe, ils sont creux et complètement rétractiles, tandis que, dans la majorité des cas, ils peuvent simplement se contracter.

Les *Opisthobranches* et les *Nudibranches* ont aussi fréquemment quatre tentacules : les deux premiers, dirigés en avant, sont les *tentacules labiaux ;* les postérieurs, qui sont le siège de l'odorat, sont les *rhinophores*. Dans ces deux groupes, la bouche est aussi fréquemment recouverte par un lobe cutané volumineux, en forme de plaque quadrangulaire, le *bouclier frontal* (fig. 353). Les tentacules se rattachent à cet organe et semblent en être une partie intégrante, au point qu'il est parfois (*Philine*) impossible de les en séparer. On considère en fait le bouclier frontal comme le résultat de la coalescence des quatre tentacules. Cet organe atteint chez les *Tethys* (fig. 354) et les *Tritonia* un développement énorme. Chez les premières, il est plus large que le corps et est bordé de franges courtes et serres, dont le rôle est inconnu.

Les tentacules manquent entièrement chez les *Limapontia.*

Sous le rapport des tentacules, les *Ptéropodes* se relient étroitement aux Opisthobranches rampants. Ils en ont une paire (*Thécosomes*) ou deux paires (*Gymnosomes*). Dans ce dernier cas, la seconde paire est innervée par le cerveau et fonctionne comme siège de l'olfaction et de la vue. Elle correspond sans doute aux tentacules postérieurs des Stylommatophores, aux rhinophores des Tectibranches.

On a décrit chez les *Clione* d'autres tentacules. Mais ce sont en réalité des appendices buccaux ; ils seront décrits plus tard, ainsi que les appendices acétabulifères des *Pneumodermon.*

Morphologie du pied. — Le pied, chez tous les Gastéropodes qui n'ont pas quitté la vie rampante pour la vie pélagique, est une large sole ventrale, qui, dans quelques types, peut se diviser en trois parties : *pro-*, *méso-*, *méta-podium.* Le métapodium porte chez beaucoup de Prosobranches un opercule, qui, à l'état de rétraction, vient s'appliquer sur l'ouverture de la coquille et la ferme complètement.

Parfois, sur le bord supérieur du pied, se différencie une col-

lerette, allant des tentacules à l'opercule. C'est l'*épipodium*. Elle existe nettement chez tous les Diotocardes (*Fissurella*, *Haliotis*, *Trochus*, etc.), et chez quelques Monotocardes (*Cypræa*, *Paludina*, *Janthina*, etc.). Comme le démontre l'innervation, l'épipodium est bien simplement une différenciation du pied (1) et non pas un organe dépendant du manteau, comme le soutiennent encore quelques zoologistes. Dans certains types, l'épipodium se développe sous forme de deux larges ailes, qui se rabattent sur la coquille et la cachent plus ou moins (*Natica*). Fréquemment les *Opisthobranches* présentent de semblables lobes latéraux et, bien que des discussions se soient élevées relativement à la nature de ces lobes, que, pour ne rien préjuger, on appelle les *parapodies*, ils semblent eux aussi de nature épipodiale. Chez les *Bullidés* (fig. 351), les bords seuls de la coquille sont cachés; les lobes sont plus développés chez l'Aplysie ; enfin, chez les *Philine*, la coquille tout entière est recouverte. Dans le *Gastropteron*, les lobes sont nettement aliformes, et servent à la natation, caractère qui va nous conduire tout à l'heure à l'adaptation spéciale aux Ptéropodes.

Structure du pied. — Le pied dans son ensemble est une épaisse masse musculaire, revêtue par un épithélium cylindrique plus ou moins élevé, et renfermant des cellules glandulaires qui sécrètent un mucus abondant. Celles-ci se développent d'ailleurs non seulement à la surface, mais dans les profondeurs de la masse pédieuse, où elles forment des cryptes entourées de tous côtés par le tissu conjonctif dermique.

Dans certains Gastéropodes ces glandes unicellulaires disparaissent presque entièrement et sont remplacées par des glandes différenciées, placées dans des cavités plissées. Ces glandes peuvent être de deux sortes : *suprapédieuses* quand elles s'ouvrent entre la tête et le pied ; *pédieuses* quand elles débouchent sur le bord extérieur ou sur la ligne médiane du pied (2). Les orifices de ces glandes avaient été considérés quelque temps comme établissant une communication entre l'extérieur et l'appareil vasculaire. Il n'en est rien, ils aboutissent à des cavités parfaitement closes.

Divers modes d'adaptation des Gastéropodes a la vie pélagique. — Tous les groupes de *Gastéropodes*, à l'exception, bien entendu, des *Pulmonés*, présentent des types qui ont abandonné la vie de reptation pour la vie pélagique.

(1) Pelseneer, B. Sc., t. III, 1888.
(2) Houssay, A. Z. E., 2e série, t. II, 1884. — Carrière, A. M. A., t. XXI, 1882. — Sochaczewer, Z. W. Z., t. XXV, 1881.

Dans quelques types, la morphologie extérieure est peu modifiée. La *Janthine*, par exemple (fig. 355), devient pélagique par un simple artifice, qui n'a que peu d'influence sur la morphologie de l'animal. L'animal se soutient à la surface de l'eau à l'aide d'un flotteur formé de vésicules pleines d'air accolées les unes aux autres. Leur ensemble constitue une masse légère attachée à la paroi antérieure du pied, à peine modifié ; c'est également à cet organe que le flotteur doit sa formation. Les parois des vésicules qu'il sécrète sont formées d'abord par un mucus, qui durcit et prend une consistance cartilagineuse.

1° *Hétéropodes.* — Tout un sous-ordre de Prosobranches, les *Hétéropodes*, présente au contraire des modifications assez profondes pour qu'on ait cru devoir pendant quelque temps en faire un ordre à part. Mais ces différences sont surtout extérieures ; elles ont principalement rapport à l'organe locomoteur, au pied, et n'ont qu'un faible retentissement sur l'anatomie in-

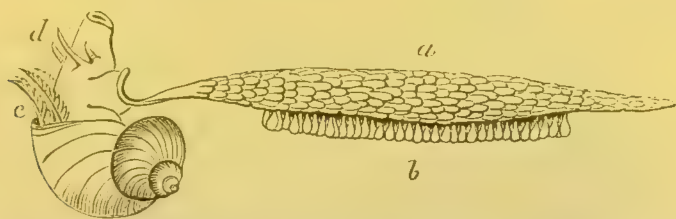


Fig. 355. — *Janthina fragilis*, Lam. — *a*, flotteur ; *b*, capsules ovigères ; *c*, branchie dont deux lames font saillie hors de la coquille ; *d*, tentacules et pédoncules oculaires (Quoy et Gaymard).

terne. Les Hétéropodes sont simplement des Prosobranches spécialisés.

Le pied n'est plus une sole ventrale, le pro- et le meso-podium se sont transformés en une lame verticale avec laquelle l'animal nage, en l'agitant de côté et d'autre, comme la godille qui sert à manœuvrer les petites barques ; cette nageoire porte souvent (fig. 357, *e*) à son extrémité une ventouse, tandis que le métapodium se prolonge en arrière en forme de queue. Chez les *Atlantes*, qui ont une coquille spiralée (fig. 356), ce dernier porte un opercule, comme chez les Prosobranches typiques.

Les Atlantes, comme tous les autres Hétéropodes, nagent le pied tourné en haut. Mais, on le comprend, cette masse viscérale volumineuse doit être une gêne considérable pour la progression de l'animal. Aussi la voit-on peu à peu disparaître. Chez la *Carinaire*, elle est réduite à de plus modestes dimensions, tandis que la portion non différenciée du pied prend la prédominance.

Chez le *Pterotrachea* (fig 357), la masse viscérale entre tout

entière dans le pied ; la coquille disparaît, et l'animal a la forme d'une tige irrégulière ayant à sa partie postérieure une toute petite masse viscérale (nucleus), à peine saillante et surtout reconnaissable aux panaches branchiaux qui la couronnent.

2° *Ptéropodes.* — Chez les Opisthobranches, nous voyons apparaître un nouveau mode d'adaptation, qui devient le caractère de spécialisation du groupe des *Ptéropodes*, autrefois considéré



Fig. 356. — *Atlanta Peronii*, Lesueur. — B, bouche ; P, pro- et méso-podium développés en nageoire ; V, ventouse ; P′, métapodium, avec l'opercule, *op;* T, tentacules ; *oc*, œil ; *gc*, ganglions cérébroïdes, portant l'otholithe, au-dessus de lui, et donnant en arrière la commissure viscérale ; *gp*, ganglion pédieux.

comme une classe, aujourd'hui regardé comme un sous-ordre des Opisthobranches, auxquels les rattachent d'ailleurs des formes de passage, comme le *Gastropteron.*

Le pied proprement dit est ici fort réduit ; on y distingue cependant parfois encore les trois parties fondamentales, et, dans les *Limacinidés*, le métapodium porte un opercule, qu'on retrouve dans les formes larvaires des *Cymbuliidés.* Mais le caractère essentiel des Ptéropodes est la présence de deux lobes latéraux, à la partie antérieure du corps. Le battement de ces ailes dans l'eau entraîne un mode de locomotion analogue au vol des Papillons.

Chez les *Thécosomes*, ces lobes aliformes sont dirigés en avant sur les côtés de la tête ; ils sont latéraux chez les *Gymnosomes*. Ces lobes semblent devoir être considérés comme représentant l'épipodium. Toutefois Ihering les considère comme une production spéciale, les *parapodies*, qui seraient des lobes latéraux du pied. A coup sûr, ils sont absolument comparables aux lobes du pied que nous avons décrits chez les Opisthobranches et que nous avons aussi considérés comme de nature épipodiale.

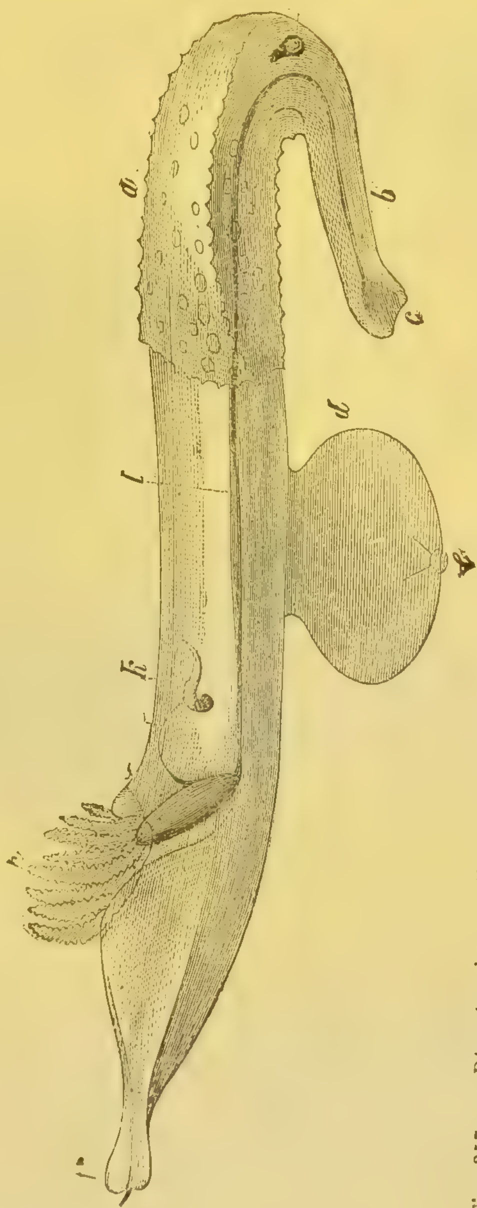


Fig. 357. — *Pterotrachea mutica* Les. — *b*, partie antérieure proboscidiforme du corps; *c*, bouche; *d*, nageoire; *e*, sa ventouse; *f*, fausse nageoire caudale; *h*, branchies; *k*, pénis; *l*, tube digestif.

3° *Phyllirhoe*. — Enfin parmi les Nudibranches, un seul genre présente une remarquable adaptation pélagique, c'est la *Phyllirhoe*. Ici la modification est particulièrement profonde ; elle se lie surtout à une dégradation organique, qui semble indépendante du genre de vie actuel, et qu'il est difficile d'expliquer ; le pied a complètement disparu, et le corps comprimé latéralement se ramène à la forme d'une lame foliacée, absolument transparente.

Morphologie des Lamellibranches. — Les Lamellibranches vivent dans un état d'immobilité relative ; plusieurs sont même fixés au rocher. De là, comme toujours, une simplification organique qui a fait longtemps considérer les Lamellibranches comme des types primitifs. Cette opinion n'est aujourd'hui plus

admise. La simplicité des Lamellibranches est un fait de régression. Ils dérivent très certainement d'animaux libres, assez voisins de la souche qui a donné naissance aux Gastéropodes (1). Mais les Lamellibranches se sont séparés des Gastéropodes bien avant la disparition de la symétrie bilatérale chez ces derniers, comme l'atteste la disposition rigoureusement symétrique de tous les organes tant externes qu'internes.

La comparaison avec les Gastéropodes nous permet de com-

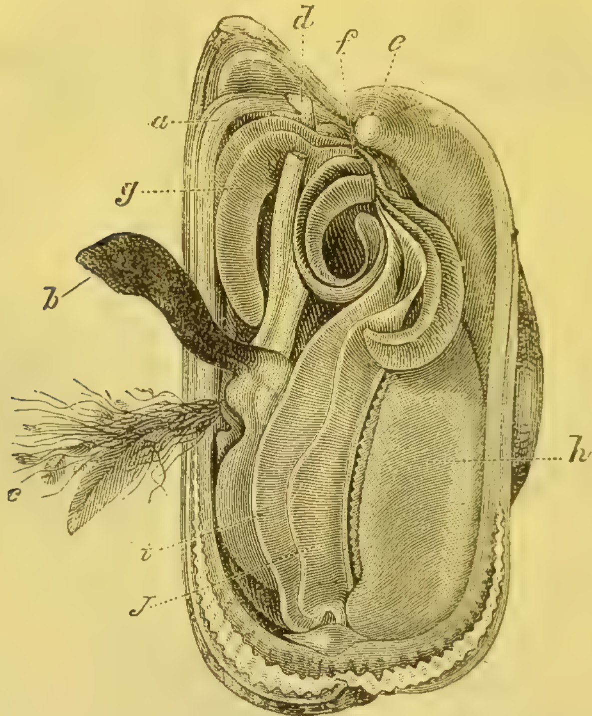


Fig. 358. — *Mytilus edulis*, L. — *a*, lobe palléal droit; *b*, pied; *c*, byssus; *d*, *e*, muscles rétracteurs du pied; *f*, bouche; *g*, palpes labiaux; *h*, lobe gauche du manteau; *i*, lame interne; *j*, lame externe de la branchie.

prendre les Lamellibranches, et de trouver l'orientation morphologique de leurs diverses parties. Le pied, qui est conservé, détermine la face ventrale; la bouche la portion antérieure.

La forme typique des Lamellibranches (fig. 358) est surtout caractérisée par le développement exagéré du repli palléal, qui se divise en deux lobes, droit et gauche, entourant complètement le

(1) Dans son travail sur les Lamellibranches, Pelseneer me reproche d'avoir dit « qu'il n'existe entre les Gastéropodes et les Acéphales aucun lien de descendance. » Dans mon mémoire sur le rein des Prosobranches, la parenté des deux groupes est au contraire à chaque instant démontrée. Ce que j'ai tenu à affirmer, c'est que les Prosobranches nettement différenciés n'ont pu donner naissance aux Lamellibranches. Pelseneer conclut d'ailleurs que les deux groupes descendent d'ancêtres communs, qu'il appelle les Prorhipidoglosses. C'est la conclusion à laquelle j'étais arrivé moi-même.

corps, et libres du côté ventral. Entre eux, se trouve la *cavité palléale*. La masse viscérale est très réduite ; les organes sont souvent logés en partie dans l'épaisseur des lobes du manteau. Toutefois une portion, comprenant surtout des glandes génitales et des replis du tube digestif, fait saillie dans la cavité palléale, et sa forme lui a fait quelquefois donner le nom pittoresque de *bosse de Polichinelle*.

En avant de celle-ci, se trouve le pied (*b*), qui, dans la majorité des Lamellibranches, a une configuration bien différente de celle que nous ont présentée les Gastéropodes. Mais si l'on s'adresse à des types archaïques (*Nucula*, *Leda*, *Yoldia*), les rapports des deux organes sont très nets. Le pied des Nucules est une sorte de gros cylindre musculaire comprimé latéralement ; sa face ventrale est formée par une surface plane et discoïde, qui s'étale sur le sable, et qui, par ses ondulations, entraîne le corps. C'est une locomotion bien voisine de la reptation. Cette disposition se retrouve, mais amoindrie, chez les *Solénomyidés* et le *Pectunculus*.

La locomotion chez les autres Lamellibranches n'a aucun rapport avec la reptation. Aussi le pied perd-il son disque et il se termine au côté ventral par une carène longitudinale médiane. Sa forme varie d'ailleurs profondément suivant son rôle. C'est celle tantôt d'un cylindre, tantôt d'une massue, tantôt d'une hache (d'où le nom de *Pélécypodes*, donné souvent à la classe). En général il sert à la progression de l'animal sur le sable ou dans la vase. Il s'allonge hors de la coquille, fixe son extrémité à un point déterminé, puis, se contractant, rapproche le corps tout entier de ce point fixé. Quelquefois (*Cardium*), la progression se fait par sauts, le pied est alors coudé. Le pied peut aussi servir à fouir. Il disparaît dans les espèces fixées (*Ostrea*, *Anomia*) et dans d'autres (*Pecten*) où la locomotion s'effectue par l'occlusion brusque des valves. On l'a retrouvé à l'état jeune dans tous ces types, même dans l'Huître. Dans le *Pecten*, il sert d'abord à la reptation, puis il sécrète un byssus très net, et enfin disparaît.

Il existe dans la région ventrale et postérieure du pied une *glande byssogène*, qui est typique des Lamellibranches. On la trouve déjà dans la Nucule, bien qu'elle ne sécrète pas encore de byssus. Chez les types plus élevés, cette glande sécrète un liquide qui durcit à l'air et forme des filaments, grâce auxquels l'animal s'attache aux corps extérieurs ; c'est le *byssus*. Cette disposition est très primitive ; dans des types qui en sont dépourvus à l'état adulte, on la retrouve chez les jeunes (*Anodonta*). Ce sont donc des cas de régression, dont Barrois a énuméré plusieurs stades.

En résumé, au point de vue de la morphologie extérieure, les Lamellibranches présentent une homogénéité beaucoup plus grande que les Gastéropodes. Ils sont tous construits sur le même type, et à part les genres primitifs, *Nucula*, etc., qui nous permettent de saisir les relations avec les Gastéropodes, les modifications sont insignifiantes.

MORPHOLOGIE DES SCAPHOPODES. — Les *Scaphopodes* sont représentés par une dizaine de genres, résultant du démembrement du genre *Dentalium*. L'un d'eux a été longuement étudié par de Lacaze-Duthiers et plus récemment par Fol. Les rapports zoologiques de ce groupe sont encore un peu indécis. Il est difficile d'admettre l'opinion de Grobben, qui les rattache aux Céphalopodes. On ne peut les considérer comme issus des Lamellibranches, puisqu'ils possèdent une radula et une mâchoire. Néanmoins, les affinités avec ce groupe, développées par de Lacaze-Duthiers, semblent assez réelles. On peut admettre que les Scaphopodes constituent un troisième rameau, ayant avec les deux groupes précédents une origine com-

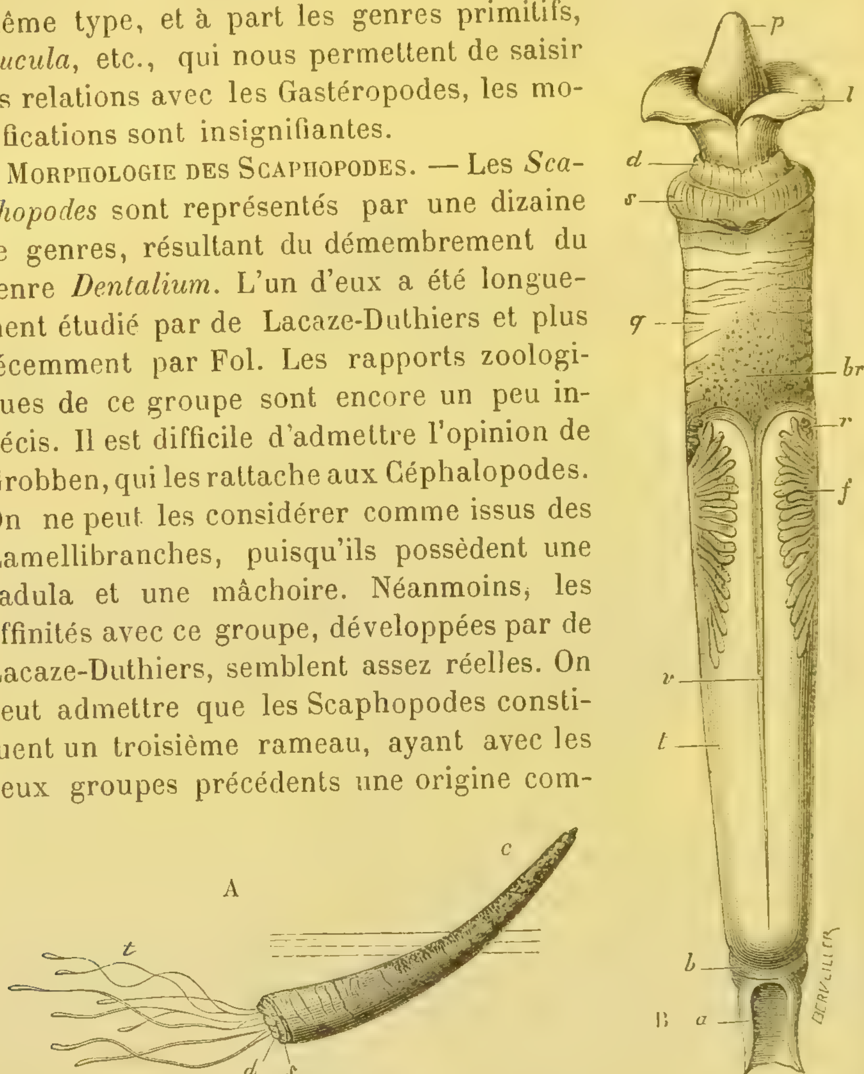


Fig. 359. — *Dentalium entale* L. — A, l'animal dans sa position naturelle; il est à moitié enfoncé obliquement dans le sable : *c*, coquille; *s*, bourrelet antérieur du manteau; *d*, son bord festonné; *t*, tentacules. — B, l'animal sorti de sa coquille, et vu grossi par la face ventrale : *q*,*t*, tube palléal; *d*, bord antérieur du manteau; *s*, bourrelet marginal; *a*, échancrure terminale du manteau; *b*, sphincter palléal; *br*, portion branchiale du manteau; *v*, sinus palléal médian; *f*, lobes du foie; *r*, reins : *l*,*p*, extrémité trilobée du pied (LACAZE-DUTHIERS).

mune. Comme les Lamellibranches, ils dérivent de Progastéropodes; ils ont évolué quelque temps dans le même sens que les Acéphales et ont dépassé même sur certains points le stade où se sont arrêtés ces derniers, comme l'indique la constitution du manteau; mais la régression de l'appareil masticateur ne s'est

pas produite, et le Dentale a conservé sous ce rapport les dispositions propres aux Gastéropodes.

L'animal, qui habite une coquille en forme de dent d'éléphant (fig. 359 A), vit plongé dans le sable des côtes à une certaine profondeur. Il est enveloppé par un manteau tubulaire comme la coquille qu'il sécrète ; dans la larve, ce manteau est formé de deux lobes, comme chez les Acéphales ; ce n'est que plus tard qu'ils se soudent à la face ventrale, ne manifestant leur indépendance primitive que par deux fentes placées en avant et en arrière (fig. 359 B).

Le processus qui a donné naissance au manteau des Acéphales se retrouve donc ; la soudure des bords des deux lobes, déjà très accentuée dans ce groupe, est poussée ici à l'extrême.

La *cavité palléale* est ouverte aux deux extrémités, l'orifice antérieur étant le plus grand.

La *masse viscérale* n'occupe que la moitié postérieure de la cavité palléale ; elle a la forme d'un cylindre allongé peu proéminent, soudé par la partie dorsale au manteau. En avant se trouve la *tête* (*bulbe buccal* de Lacaze-Duthiers), cylindrique et portant la bouche à son extrémité (fig. 409). Sa base est entourée d'une couronne de cirres tactiles.

Au même niveau naît le *pied*, cylindrique et terminé par une extrémité trilobée (fig. 359 B, *p*). L'anus est près de la bouche sur la ligne médiane ventrale. Ce phénomène ne résulte pas d'une torsion comme chez les Gastéropodes, mais bien d'une flexion ventrale, comme cela tend à se produire chez certains Lamellibranches, et comme nous allons le voir encore chez les Céphalopodes.

Morphologie extérieure des Céphalopodes. — Les Céphalopodes s'éloignent beaucoup plus des animaux que nous avons jusqu'ici étudiés. Ils se sont détachés de très bonne heure de la souche commune, et ont conservé dans leur anatomie un grand nombre de caractères ancestraux. Ils constituent ainsi un phylum distinct, qui a atteint une différenciation très élevée, mais dont on peut reconnaître par plusieurs points l'antique origine.

Le corps a la forme d'un sac volumineux, présentant à son extrémité antérieure une tête énorme (fig. 360), portant de gros yeux latéraux, et séparée du reste du corps par un étranglement.

A l'extrémité de la tête, se trouve la bouche, qui est entourée par une couronne de longs bras, caractéristiques du groupe. Ces bras sont le résultat d'une différenciation spéciale du pied, qui, chez ces animaux, a quitté la place que nous lui avions reconnue jusqu'ici et est venu entourer la tête. Cette modification

n'a rien qui doive nous étonner ; car, *chez tous les Mollusques*, le pied apparaît comme un organe réellement céphalique. Il ne se développe généralement que sur la face ventrale. Chez les Céphalopodes, seuls, il s'accroît d'une façon absolument régulière.

Chez les *Tétrabranchiaux* (*Nautilus*) ces bras sont extrêmement nombreux (fig. 361). Le pied se divise en deux parties. La portion interne forme deux lobes latéraux, portant chacun douze tentacules. A ces deux lobes s'ajoutent chez la femelle un lobe ventral médian, portant quatorze à quinze tentacules, et chez le mâle un organe singulier, le *spadice*, corps conique couvert de lamelles imbriquées et jouant sans doute dans l'accouplement un rôle analogue à celui des hectocotyles.

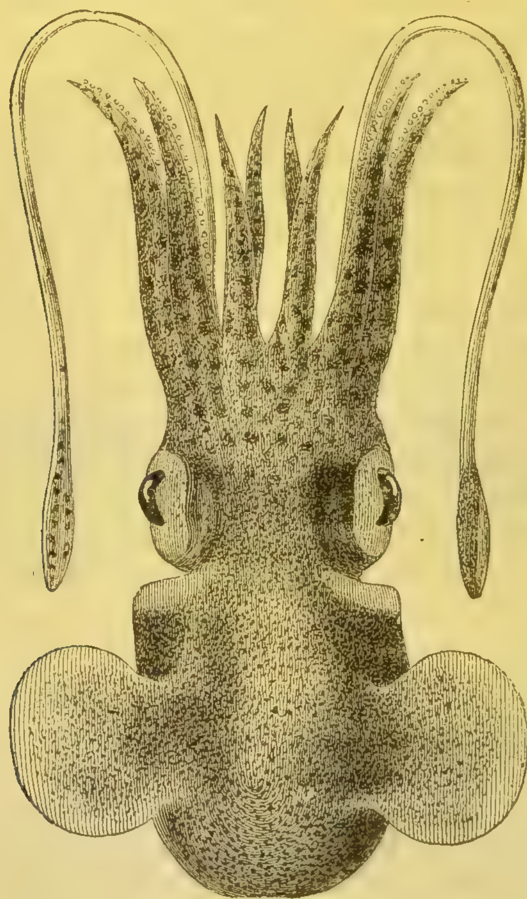


Fig. 360. — *Sepiola Rondeletii* Leach.

La portion externe du pied entoure la tête, et forme au-dessus d'elle un épais capuchon, dont les deux lobes portent chacun dix-neuf tentacules, dont deux médians volumineux. Sa partie postérieure se rabat sur la coquille.

Tous ces tentacules sont des tentacules musculaires et rétractiles.

Chez les *Céphalopodes Dibranchiaux*, l'appareil brachial est beaucoup moins compliqué ; il se compose de huit bras égaux rangés en cercles autour de la bouche.

Chez les *Décapodes*, il vient s'y ajouter deux autres bras, les *bras préhensiles*, placés au dedans du cercle formé par les autres, et différents de ces derniers. A l'état de repos, ils peuvent se rétracter en tout ou en partie dans des sacs basilaires.

Sur ces bras sont fixées d'une façon constante des ventouses tantôt sessiles, tantôt portées par un petit pédoncule. Leur bord est renforcé d'un cartilage, tandis que le fond est occupé par un

muscle puissant; celui-ci en se rétractant soulève le fond de la ventouse, dont les bords sont appliqués contre la proie que l'animal saisit, et le vide partiel ainsi produit dans la cavité de la ventouse maintient solidement celle-ci contre le corps extérieur.

Ces organes sont régulièrement rangés sur la face orale des bras, et à l'extrémité élargie des bras préhensiles, quand ceux-ci existent.

Dans certains types, ces ventouses sont remplacées par des ten-

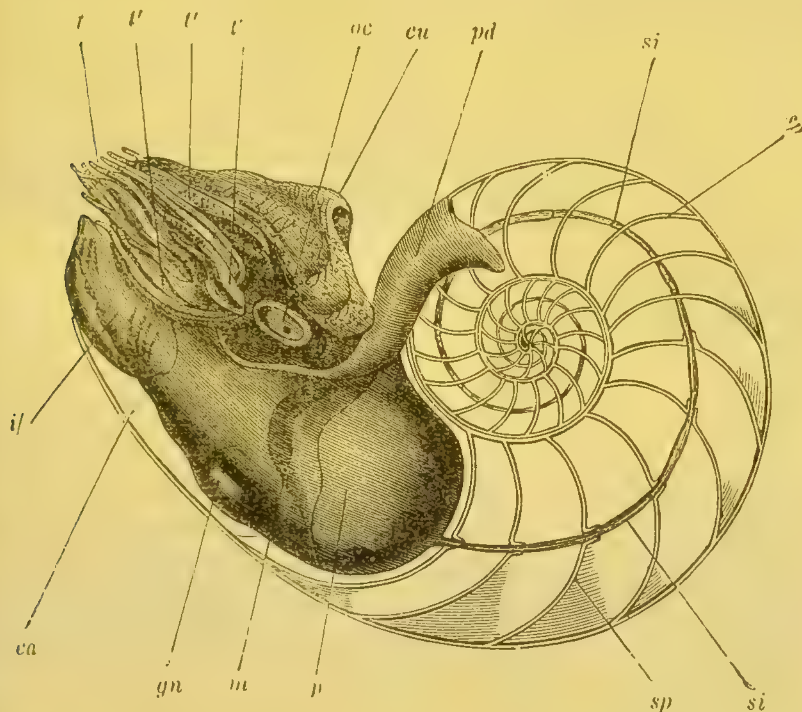


Fig. 361. — *Nautilus pompilius*, L. — *t*, tentacules internes; *t'*, tentacules externes; *cu*, capuchon; *oc*, œil; *if*, entonnoir; *gn*, glande nidamentaire; *m*, muscle rétracteur; *p*, manteau; *pd*, lobe dorsal du pied; *si*, siphon; *ca*, chambre antérieure de la coquille; *sp*, cloisons séparant les chambres à air (Owen).

tacules cylindriques (*Cirrhoteuthis*) ou par des crochets recourbés (*Enoploteuthis*).

Valenciennes a le premier émis l'idée que cet appareil brachial n'était qu'une modification de celui du Nautile, les ventouses représentant les tentacules de ce dernier. Cette explication semble aujourd'hui encore tout à fait plausible malgré l'opinion émise récemment par Grobben (1). Suivant lui, les bras des Céphalopodes n'auraient absolument rien de commun avec le pied. Ce seraient des appendices céphaliques, spéciaux aux Céphalo-

(1) Grobben, Arb. Wien, t. V, 1884.

podes. Cette hypothèse n'a d'autre but que d'homologuer ces animaux aux Scaphopodes. Les bras céphaliques seraient les homologues des tentacules du Dentale, et différeraient des tentacules du Nautile, eux-mêmes correspondant aux cirres du Dentale. Mais l'homologie des deux groupes n'est rien moins que prouvée, et, malgré l'autorité du savant autrichien, sa manière de voir semble moins exacte que celle d'Huxley que nous avons exposée.

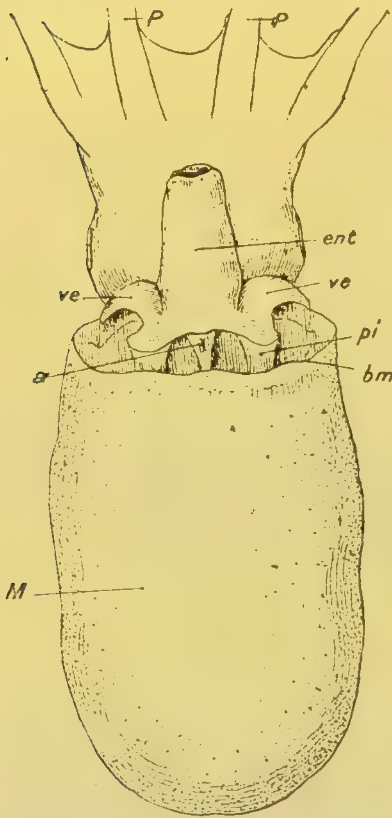


Fig. 362. — Face ventrale d'*Octopus vulgaris*. — *p*, bras; *ent*, entonnoir; M, manteau; *bm*, son bord libre; *a*, anus; *ve*, valvules en nid de pigeon, arrêtant l'eau pendant l'expiration et la forçant à passer par l'entonnoir; *pi*, piliers musculaires de l'entonnoir.

Le *manteau* entoure tout le corps comme un sac; mais il est soudé à lui dans toute sa région dorsale, et ne s'en sépare que ventralement pour constituer la *cavité palléale.* C'est là comme toujours que se trouvent les branchies et les divers orifices de sortie. La cavité s'ouvre en avant par une large fente (fig. 362), livrant passage à l'eau d'inspiration. A ce niveau existe un organe nouveau, l'*entonnoir*, formé chez le Nautile de deux lobes, qui, en s'appliquant l'un contre l'autre à leur extrémité distale, forment un court tube cylindrique longitudinal.

Chez les Dibranchiaux, ces deux lobes sont soudés, et le tube qu'ils forment est permanent. Lorsque le bord du manteau vient s'appliquer sur ses parois, c'est lui qui met en communication la cavité palléale avec l'extérieur. C'est ce qui a toujours lieu au moment du passage du courant d'eau d'expiration, qui sort toujours par l'entonnoir. Celui-ci joue par là même un rôle remarquable dans la locomotion. Lorsqu'en effet l'animal contracte brusquement son manteau, l'eau sort avec force par l'entonnoir, et la réaction projette l'animal en arrière par un choc en retour.

L'entonnoir est comparable, comme l'a montré Huxley, à l'épipodium des Gastéropodes. Son orifice est dans certains cas fermé par une valvule.

Le pied ne joue plus qu'un rôle restreint dans la locomotion. Cette fonction est remplie, chez les Mollusques nageurs, par des lobes membraneux, placés sur les côtés du corps, les *nageoires*. Leur forme varie suivant les types. Étendues d'un bout à l'autre du manteau chez la Seiche, elles sont triangulaires chez le Calmar, et semi-circulaires chez la Sépiole (fig. 360).

Le Poulpe n'en offre pas ; la locomotion se fait chez lui d'une tout autre manière. Les bras sont réunis à leur base par une membrane qui forme une espèce d'entonnoir, dont la cavité s'agrandit et se rétrécit alternativement, et qui, par ces mouvements, entraîne le déplacement de l'animal.

La position antérieure de l'anus, des branchies et de la cavité palléale, qui s'ouvre en avant, s'explique facilement par une flexion ventrale. La cavité palléale campaniforme des Amphineures se serait soudée à la face ventrale du corps et aurait donné la profonde poche palléale des Céphalopodes. L'anatomie comparée donne des traces de cette flexion. En effet, chez le *Nautile*, la paroi qui limite ventralement la cavité palléale, au lieu d'être, comme chez les autres types, un simple repli tégumentaire abandonné par les organes, est réellement une portion du corps. Les glandes nidamentaires de la femelle et ses orifices génitaux sont nettement ventraux. L'anus, le cœur, l'insertion des branchies sont placés au niveau même du pli. Tous ces organes sont, chez les *Dibranchiaux*, reportés très en avant ; la céphalisation y est bien plus avancée.

§ 2. — *Coquille*.

A part quelques exceptions où elle a disparu par suite d'une adaptation secondaire ou d'une dégradation organique, une coquille existe chez tous les Mollusques, et protège extérieurement la masse viscérale du corps.

Productions calcaires des amphineures. — Les *Neomenia* et les *Chætoderma* sont les seuls où on peut considérer l'absence de coquille comme un caractère primitif. La peau est chez ces Mollusques hérissée de soies calcaires extrêmement fines, qui lui donnent un aspect velouté.

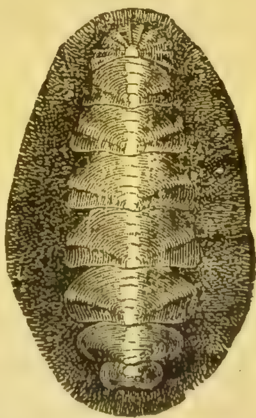


Fig. 363. — Placophores. — *Acanthopleura aculeata*.

Dans les *Chiton*, ces soies sont encore représentées sur les bords du manteau ; dans certaines espèces, se montrent en outre, de distance en distance, des bouquets de soies raides, chitineuses, assez longues. Mais la partie la plus importante de l'appareil squelettique est formée par une série médiane de huit plaques transversales, couvrant la plus grande partie de la face dorsale (fig. 363). Ces plaques s'articulent les unes avec

les autres. Leur structure n'est pas la même que celle des coquilles des Mollusques. Plongées dans l'acide chlorhydrique étendu, elles se ramollissent, mais ne disparaissent pas complètement comme les autres coquilles. La substance ainsi obtenue, élastique comme du caoutchouc, n'est pas attaquée par la potasse caustique, même en ébullition (de Rochebrune).

Coquille des Gastéropodes. — La coquille typique des Gastéropodes (fig. 364) a la forme d'un cône enroulé en hélice autour d'un axe ou d'un cône vertical idéal. On appelle *columelle* la portion des tours de spire contiguë à cette portion centrale. Comme les tours de spire se touchent, elle forme elle-même un axe ou un cône solide, produit par l'enroulement hélicoïdal d'une bandelette plane autour d'un axe ou d'un cône.

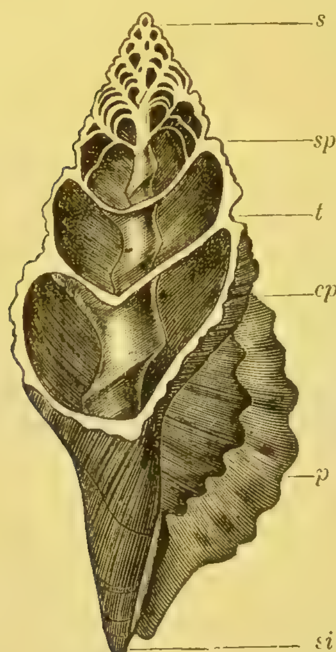


Fig. 364. — Coupe d'une coquille de *Triton corrugatus*. — *s*, sommet; *sp*, portion supérieure de la spire, abandonnée par l'animal, et cloisonnée un grand nombre de fois; *t*, sutures des tours de spire; *p*, péristome; *si*, siphon; *cp*, canal postérieur du péristome (Woodward).

Lorsque cette columelle est creuse, on dit la coquille *ombiliquée* (*Solarium*, *Helix*).

Indépendamment des ornements variés que la coquille peut porter, sa forme générale dépend de quatre facteurs :

1° L'ouverture du cône formé par la spire déroulée. Suivant que l'angle d'ouverture est grand ou petit, la coquille est surbaissée (Helix) ou turriculée (Cérithe) ;

2° La forme même de ce cône; sa section peut être en effet presque circulaire, ou à peu près carrée. Dans le premier cas, chaque tour est séparé des tours voisins par des sillons profonds, qui n'existent pas dans le second ;

3° Le mode d'enroulement. Généralement, les tours de spires sont contigus sans jamais se recouvrir; tous sont alors également visibles. Il est des cas cependant où chaque tour recouvre les précédents, de façon que l'un des bords de chacun d'eux est seul visible sur une très petite étendue (*Cône*). Enfin chez les *Cyprées*, le recouvrement est complet et le dernier tour seul est visible. Pour apercevoir les autres, il faudrait faire une coupe transversale de la coquille; leurs parois apparaîtraient alors, formant une spire interne;

4° Enfin, la forme de la coquille dépend du développement

du dernier tour de spire et de la nature du péristome. Le dernier tour de spire, au lieu d'être semblable aux autres, peut en effet être ventru, et dépasser considérablement les premiers en grosseur (Casque, Cassidaire, Haliotis, etc.).

L'enroulement de la coquille suivant naturellement celui de la masse viscérale, la plupart des coquilles sont dextres; on les reconnaît par le fait que, placées la pointe en haut, et l'ouverture tournée vers l'observateur, elles montrent cette ouverture à droite; elle serait à gauche dans les espèces sénestres.

Péristome. — Fréquemment les bords de l'orifice de la coquille n'offrent rien de remarquable; le test se continue jusqu'à lui sans se modifier en rien, et la coquille s'accroît d'une façon régulière; on peut voir, tout le long, des stries transversales très rapprochées, parallèles au bord, et indiquant les phases successives de l'accroissement, dont elles décèlent la continuité.

Mais d'autres fois le bord se complique. Il se forme des *bourrelets* volumineux sur la lèvre libre de l'orifice, des *cals* sur le bord columellaire. La lèvre externe peut s'élargir en forme d'aile, et être munie de longs prolongements et de digitations, comme dans les *Strombidés*. Elle peut même, comme chez la *Cyprée*, se réfléchir en s'enroulant en dedans. Dans ces conditions, l'accroissement semble se faire d'une façon différente; mais le processus n'en est pas connu. On a dit, à la vérité, que ces modifications ne se produisaient que lorsque l'animal était adulte, et qu'à partir de ce moment il ne s'accroissait plus. Mais cette opinion n'est pas soutenable dans la plupart des cas. Si on examine la coquille d'un Triton, d'une Ranelle, d'un Casque, on constate qu'elle porte, outre le bourrelet terminal, un certain nombre d'autres bourrelets identiques, régulièrement espacés, qu'on appelle des *varices*. La chose est plus visible encore dans certains *Murex*, où le bord du péristome est armé de piquants ou de prolongements rameux. Ceux-ci se retrouvent identiques sur les varices. Cela montre, à n'en pas douter, que l'animal peut subir un nouvel accroissement après la formation d'un péristome différencié; il existe, dans ce cas, des périodes d'accroissement rapide et d'autres périodes où la taille reste stationnaire. Mais on ne connaît pas réellement le procédé suivant lequel se fait cet accroissement.

Parmi les modifications du péristome, la plus importante est la formation, à la partie antérieure, d'une gouttière plus ou moins longue, qu'on appelle le *siphon*. Il sert de passage à une gouttière analogue du manteau, par où l'eau arrive dans la cavité palléale, et que nous décrirons sous le nom de *siphon palléal*. Chez les *Murex*, etc., le siphon forme un tube presque complet.

Suivant qu'il est présent ou absent, la coquille est dite *siphonostome* ou *holostome*.

DISPARITION DE LA SPIRE. — Comme nous avons vu que la masse du corps pouvait se réduire au dernier tour de spire, de même la coquille peut totalement manquer de tortillon. C'est ainsi que se forment les coquilles coniques des *Fissurelles*, des *Patelles*, des *Hipponyx*, des *Concholepas*, etc. Dans tous les cas où on a pu faire l'embryogénie, on a d'ailleurs constaté que dans la période larvaire la coquille était spiralée.

Dans certains cas, on peut saisir sur le fait cette disparition de la partie postérieure de la coquille. Très fréquemment, en effet, l'animal n'occupe pas toute la cavité de la coquille; il se retire peu à peu en abandonnant le sommet, et sécrète en arrière des cloisons transversales qui isolent les parties abandonnées (fig. 364). Il arrive alors dans quelques genres que l'extrémité vide de la coquille se casse; c'est ainsi que se forment les coquilles du *Bulimus decollatus* et du *Cæcum*. Dans ce dernier genre, le dernier tour est déroulé, et à l'état adulte la spire n'existe plus.

STRUCTURE DU TEST (1). — Le test a une structure assez complexe. On peut y distinguer généralement trois couches :

1° Une cuticule externe ou *periostracum*, non calcaire et peu constante; c'est cette couche qu'on nomme épiderme et qui, quand elle est très développée, forme le *drap marin*.

2° Une *couche calcaire* formée de prismes verticaux; le carbonate de chaux y est sous la forme d'aragonite.

3° Une *couche nacrée* qui n'est bien développée et n'a les reflets irisés caractéristiques que dans les Rhipidoglosses, mais qui est plus ou moins représentée partout. Elle est formée par des lamelles superposées, alternativement calcaires et organiques; les premières sont composées de prismes calcaires juxtaposés, parallèles entre eux, mais obliques par rapport à la coquille; et les secondes par une matière organique, la *conchioline*. Ce sont ces couches successives qui, agissant comme des lames minces, produisent ces jeux de lumière qui donnent à la nacre un aspect irisé.

La coquille est sécrétée par le manteau.

Le périostracum est une formation cuticulaire, produite par un petit nombre de cellules, logées dans un sillon qui occupe le bord extrême du manteau. C'est également le bord du manteau qui forme la couche calcaire. Quant à la couche nacrée, elle semble produite par toute la surface du manteau; c'est elle qui épaissit la coquille. C'est encore elle probablement qui répare les fractures du test.

Chez certaines coquilles, comme la *Cyprée*, la couche externe du test est une couche spéciale brillante, vivement colorée. Dans ces types, le manteau dépasse de beaucoup la coquille et forme deux ailes, qui se relèvent à droite et à gauche sur le péristome. Ces ailes n'ont pas perdu leur faculté sécrétrice, et ce sont elles qui déposent sur la surface externe de la coquille la couche porcelanée caractéristique.

DÉVELOPPEMENT DE LA COQUILLE. — La coquille définitive n'est pas celle qui prend naissance dans l'invagination préconchylienne de la larve. Cette der-

(1) LONGE et MER., C. R., t. XCI, 1880.

nière, la *coquille larvaire* ou *protochonque*, se montre chez beaucoup de Prosobranches, notamment chez les Volutes, sous la forme d'un petit globe brillant et transparent; il disparaît en général de bonne heure, en même temps que le sac préconchylien, pour faire place à la *coquille définitive*, qui est tout entière sécrétée par le manteau. Toutefois, chez beaucoup de Pulmonés, des traces de ces formations larvaires persistent toute la vie. La coquille larvaire est conservée chez les Limacidés, sous forme d'une coquille continue chez le *Limax*, de fragments calcaires chez l'*Arion;* dans les deux cas, ces restes sont cachés dans le tégument. La coquille larvaire persiste aussi chez la Clausilie et forme le sommet de la coquille définitive.

Régression de la coquille. — La coquille ne manque complètement chez aucun Prosobranche. Il n'en est pas de même dans les autres groupes. Chez les Pulmonés, l'Anatomie comparée nous montre la disparition progressive de la coquille. Dans la *Testacelle*, elle est fort petite et reléguée à l'extrémité du corps. Chez le *Limax*, elle est cachée sous la peau. Enfin chez l'*Arion*, elle n'est plus représentée que par des granulations calcaires, éparses dans les téguments. Dans ces deux derniers genres, elle représente la coquille larvaire primitive, qui disparaît en général.

La même régression peut être suivie dans la série des Opisthobranches. Les *Actæonidés* ont une coquille bien développée et tout à fait extérieure; les parapodies la recouvrent partiellement dans les *Bullidés*, complètement dans les *Philinidés*. Bien que déjà réduite en épaisseur, elle est encore bien développée et calcaire. Chez les *Aplysies*, tout le calcaire disparaît et la coquille cornée, réduite à de la conchioline, est cachée partiellement par un repli du manteau. La disposition est analogue dans l'*Umbrella* et le *Pleurobranchus*. Dans la *Pleurobranchæa*, la coquille a disparu.

Les *Nudibranches* à l'état adulte sont dépourvus de coquille. Mais ils en possèdent à l'état de larve, fait qui montre nettement l'état de régression que nous avons signalé pour les animaux de ce groupe. Il existe chez certains d'entre eux (*Doris*) des spicules isolés qui consolident les téguments.

Chez les Gastéropodes nageurs, la coquille, alourdissant l'animal, est une gêne; aussi tend-elle à disparaître.

Parmi les *Hétéropodes*, les *Atlantes* ont encore une coquille spiralée, fort mince à la vérité. Chez les *Carinaires*, elle est bien plus délicate, et est simplement conique. Elle disparaît entièrement chez le *Pterotrachea*.

Les *Ptéropodes* ont tous une coquille larvaire, qui disparaît toujours et est remplacée, également dans tous les types, par une coquille définitive. Cette dernière persiste dans les *Thécosomes*, mais disparaît chez les *Gymnosomes*, dont le corps reste nu.

Exceptionnellement, les *Cymbuliidés* rejettent cette seconde co-

quille, pour s'en créer une troisième, cornée et cartilagineuse, qui celle-là persiste toute la vie. La coquille des autres Thécosomes est aussi hyaline, mais calcaire.

Muscle columellaire. — Les Gastéropodes sont rattachés à leur coquille par un muscle puissant, le *muscle columellaire.* Comme son nom l'indique, il s'insère d'une part sur la columelle; de l'autre, ses fibres vont se perdre dans la masse pédieuse, notamment sur l'opercule. C'est par la contraction de ce muscle que l'animal peut se retirer dans sa coquille.

Opercule. — Lorsque l'animal est rétracté dans sa coquille, l'ouverture de celle-ci est fermée par un autre organe spécial, dur, qu'on appelle l'*opercule* et qui est porté à la partie postérieure du pied.

Quelquefois il s'applique complètement sur le péristome, et



Fig. 365. — Coupe longitudinale de l'opercule de *Pisania maculosa.* — *a*, bord antérieur; *p*, bord postérieur; *l*, lèvre du disque operculigère; *v*, vernis inférieur; *e*, épithélium sécréteur; *ch*, chitinogène produisant la couche adventive médiane (Houssay).

vient l'obturer entièrement. Mais il peut également se faire que son importance diminue, et même qu'il disparaisse complètement. Chez les Strombes, il prend la forme d'une griffe, et l'animal s'en sert pour écarter de sa route les objets qui l'entravent.

La forme de l'opercule correspond à celle de l'orifice. Il peut être formé de zones concentriques disposées autour d'un nucléus central ou excentrique, ou d'un ruban enroulé en spirale, en sens inverse de la coquille; enfin il peut être turriculé.

L'opercule (1) est porté sur un disque formé par la terminaison du muscle columellaire. C'est le *disque operculigère* (fig. 365). Mais il ne lui est attaché que par sa partie antérieure; la postérieure est libre d'adhérence; elle est toutefois en contact avec une expansion membraneuse, la *lèvre du disque operculigère* (*l*) qui s'allonge parfois et se replie même à la face supérieure, de façon à cacher le bord libre postérieur de l'opercule.

Ce sont ces diverses parties qui sécrètent l'opercule. La majeure partie est formée par le disque lui-même, grâce à des cellules spéciales (*e*). Elle est tantôt entièrement cornée, tantôt formée à la fois de calcaire et de chitine. Cette couche est revêtue à sa partie inférieure d'une sorte de vernis (*v*), sécrété

(1) Houssay, A. Z. E., 2e série, t. II, 1884.

par la *lèvre*, et qui vient épaissir l'opercule sur sa portion non adhérente. Ce vernis est lui-même chitineux ou calcaire, de sorte qu'au point de vue chimique on a pu distinguer les opercules *cornés* et les opercules *calcaires*, sans qu'il cesse d'y avoir homologie entre eux.

Dans un très petit nombre de cas (*Hipponyx*, *Capulus*), l'opercule est fixé par sa face externe à un corps étranger avec lequel il fait corps. L'animal est alors immobile. Le pied, dans ces cas, subit une réduction considérable : il se réduit presque au muscle columellaire, qui vient s'attacher sur l'opercule par une insertion en forme de fer à cheval. L'opercule n'est nullement comparable à une seconde valve, comme on l'a dit quelquefois. On ne pourrait le comparer qu'au *byssus* que sécrète le pied des Acéphales.

Épiphragme des Pulmonés. — Il ne faut pas confondre avec un opercule le rideau calcaire avec lequel certains Pulmonés ferment pendant l'hiver l'orifice de leur coquille. Ce rideau, qu'on appelle *épiphragme*, est essentiellement transitoire, il est fixé au péristome sur tout son pourtour, et n'adhère à aucun organe charnu. Il est produit par une sécrétion spéciale de l'animal, sécrétion riche en matière inorganique, dont l'origine est très probablement dans le foie. Il est formé d'une matière organique agglutinant des granules calcaires amorphes. Ceux-ci sont plus riches en phosphate de chaux que la coquille; ils en contiennent 5,52 p. 100, tandis que cette dernière n'en renferme que 0,85 p. 100 (1). Il est dissous au printemps. Seules les *Clausilies* ont un épiphragme permanent; celui-ci, consistant en une lamelle cornée, est attaché à la columelle par un court pédoncule, et se referme de lui-même lorsque l'animal est rentré dans sa coquille.

Coquille des lamellibranches. — Comme le manteau qui la sécrète, la coquille des Lamellibranches est formée par deux valves, réunies entre elles par une charnière, généralement munie de dents, qui engrènent des cavités correspondantes dans l'autre valve.

Les deux valves, étant placées de part et d'autre du plan de symétrie, sont généralement identiques (à l'exception des pièces de la charnière). Il n'y a d'exception que dans les types qui ne marchent jamais à l'aide de leur pied et reposent constamment sur l'une de leurs valves. Tels l'*Huître* et le *Pecten*, dont la coquille est dite *inéquivalve*.

La forme des valves, quoique très variable, est en général ellipsoïdale. Elles s'accroissent sur tout le pourtour et présentent des stries d'accroissement; la portion initiale, autour de laquelle se disposent les stries dans chaque valve, est généralement saillante en forme de crochet. Ce crochet, droit chez les *Pecten*, est en général recourbé en arrière (*opisthogyre*), plus rarement en avant (*prosogyre*), l'avant étant, comme nous l'avons dit, déterminé par la position de la bouche.

Ce crochet est même enroulé en spirale dans les *Chama* et les *Isocardia*. Il se trouve en général plus rapproché du bord antérieur. Si la portion placée en avant du crochet est égale à celle qui s'étend en arrière, la coquille est *équilatérale*. On vient de voir

(1) Barfurth, A. M. A., t. XXII, 1883.

que cela n'a pas lieu en général, et il peut même se faire que le crochet, et par suite la charnière, soient à l'une ou à l'autre des extrémités.

Lorsque les valves sont fermées, elles s'appliquent en général exactement l'une sur l'autre. Mais dans quelques cas elles peuvent laisser des vides ; elles sont dites *bâillantes*. L'ouverture peut être antérieure (*Gastrochæna*), elle donne issue au pied ou au byssus ; si elle est postérieure (*Mya*), elle livre passage aux siphons du manteau. Enfin, il peut en exister une en avant, une en arrière (*Solen*).

Deux parties méritent d'appeler spécialement notre attention : le *ligament* (fig. 366, *l*) et la *charnière* (*c*). L'un et l'autre sont situés au côté dorsal de la coquille. Le ligament en général,

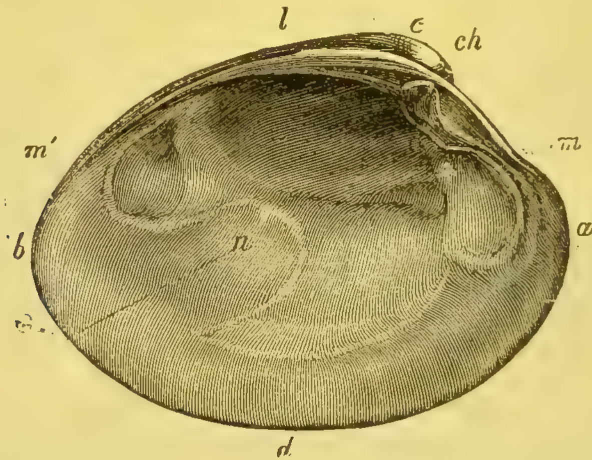


Fig. 366. — Valve gauche de Cythérée. — *a*, extrémité antérieure ; *b*, extrémité postérieure : *d*, bord ventral ; *c*, crochet ; *ch*, charnière ; *l*, ligament ; *m*, muscle antérieur ; *m'*, muscle postérieur ; *n*, sinus palléal de l'impression palléale.

et pour la plus grande partie de son étendue, est en *arrière du crochet*, au moins lorsqu'il est externe ; car, quand il est interne, il devient souvent médian. Ce cas excepté, la disposition relative des parties que nous venons d'indiquer permet d'orienter facilement les valves et de les distinguer l'une de l'autre.

Étude du ligament. — Le ligament est généralement allongé, le long du bord dorsal de la coquille, où il est maintenu par des apophyses saillantes, les *nymphes ligamentaires*. Il est formé d'une substance élastique brune, qui semble analogue à la conchioline, et qui se laisse diviser en deux zones, l'une externe résistante et dure, l'autre interne, blanchâtre et élastique, parfois appelée à tort *cartilage*. Le ligament peut être interne ou externe, parfois l'un et l'autre simultanément. Chez les *Pernes*, il est divisé en plusieurs fragments, tous internes. Quelle que soit sa position, il est tou-

jours l'antagoniste des muscles adducteurs, et ouvre la coquille par élasticité de pression s'il est interne, par élasticité de tension s'il est externe ; il joue toujours un rôle passif et ne peut être comparé à un organe contractile.

Le ligament manque chez les Pholades, où sa fonction est remplie, comme nous le verrons plus loin, par un muscle adducteur.

Au point de vue morphologique, le ligament semble devoir être considéré comme de même nature que les deux valves. Il établit entre elles une continuité morphologique, et permet de considérer les Acéphales comme possédant une coquille morphologiquement univalve, dont la portion moyenne ne se serait pas calcifiée, afin de permettre la mobilité des deux moitiés en vue d'une adaptation spéciale.

Charnière ; ses modifications. — La charnière est formée par un ensemble de dents, qui correspondent à des cavités placées sur la valve opposée. Leur rôle semble être de guider le mouvement des deux valves, afin de leur permettre seulement les mouvements d'adduction et d'abduction.

La constitution de la charnière a été utilisée par Neumayr pour la classification naturelle, et, si elle ne rend pas compte de tous les faits, on peut, en la combinant avec celle basée sur les caractères de la branchie, en tirer une classification très satisfaisante.

Les dents ne manquent que dans un petit nombre de genres siluriens, regardés comme très primitifs, les *Cryptodontes* de Neumayr (*Cardiola*). Certains d'entre eux, à bord cardinal plissé, nous font passer aux *Taxodontes* (*Arca*, *Nucula*), encore primitifs, où la charnière porte de nombreuses dents égales et parallèles. Par régression, les dents s'atténuent et deviennent irrégulières chez les *Dysodontes* (*Avicula*, *Mytilus*). Elles peuvent même disparaître tout à fait (*Ostrea*, *Pecten*). Le plus grand nombre des Lamellibranches sont *Hétérodontes :* ils ont des dents peu nombreuses, qu'on peut diviser en trois groupes : les dents *cardinales* voisines du crochet, les dents *latérales*, placées en avant et en arrière. On les représente par une formule dentaire dans le genre de la suivante :

$$\frac{2}{3} + \frac{1 - 1}{1 - 1} \quad \begin{matrix}\text{valve droite.}\\ \text{valve gauche.}\end{matrix}$$

Cardinales. Ant. Post.

Latérales.

Un dernier groupe, celui des *Desmodontes*, qui, suivant Neumayr, dérive directement des Cryptodontes, diffère du précédent par ce fait que les dents cardinales sont séparées par un plateau en forme de cuiller, qui donne insertion à la partie interne du ligament (*Mactra*, *Mya*).

Impression des muscles adducteurs des valves. — Si on examine la face interne des valves, on y remarque une ou deux impressions assez constantes. Ce sont celles des *muscles adducteurs*. Leur formation s'explique facilement. Au points où les muscles viennent s'attacher à la coquille, le revêtement épithélial externe du manteau disparaît. Comme c'est lui qui sécrète la nacre, la coquille ne s'épaissit plus à ce niveau.

Les muscles s'étendent transversalement d'une valve à l'autre. Antagonistes du ligament, ils ferment la coquille. Typiquement il en existe deux : l'un antérieur, l'autre postérieur. Ils se réduisent naturellement, quand les mouvements des valves deviennent restreints ou nuls (*Aspergillum*). Plus fréquemment le muscle antérieur seul se réduit, tandis que le muscle postérieur se développe au contraire, et subit un déplacement vers le milieu du corps. La raison d'être de cette modification doit être cherchée dans une tendance générale à un raccourcissement antéro-postérieur, qui est un cas particulier de la céphalisation. Ce mouvement rapproche la bouche de l'anus. Il consiste dans une flexion du corps, qui amène l'anus, et avec lui le muscle postérieur, vers le centre des valves, tandis que la bouche est au contraire amenée dans le voisinage de la charnière. Dans ces conditions, le muscle antérieur, trop rapproché de la charnière, n'est plus d'aucune utilité ; il disparaît, pendant que le muscle postérieur, arrivé au centre des valves, prend une importance considérable.

Ces modifications se produisent réellement dans le cours du développement ontogénique. Ainsi l'Huître, à un stade larvaire assez avancé, présente deux muscles, placés dans la position ordinaire ; le cœur est sous la charnière, la bouche est en avant. Peu à peu, le muscle antérieur s'atrophie, le muscle postérieur chemine vers le centre de figure de la valve ; ou plus exactement le bord postérieur de la valve se développe plus que le bord antérieur. La bouche semble de son côté cheminer vers la charnière ; l'axe longitudinal de l'animal, primitivement horizontal, devient dorso-ventral. Le muscle antérieur n'ayant plus qu'un faible effet utile par rapport au postérieur, désormais central, disparaît, et l'animal devient monomyaire.

On avait essayé de classer les Mollusques d'après cette particularité en *Monomyaires* et *Dimyaires* (Lamarck), avec un groupe de passage, les *Hétéromyaires*, présentant un muscle antérieur très petit, mais net (Bronn). Cette classification est inadmissible, car les divers types de Monomyaires se rattachent par leurs affinités anatomiques à des types différents de Dimyaires ; ils sont polyphylétiques, et ne peuvent dès lors être réunis dans un groupe homogène.

Le mono- et le di-myarisme correspondent simplement à divers stades devenus permanents d'un même processus d'évolution.

Impression palléale. — Le bord du manteau forme également sur la coquille une impression spéciale, placée sur tout son pourtour. C'est le point d'attache des muscles rétracteurs du bord du manteau, qui font rentrer ce dernier à l'intérieur de la coquille.

Lorsque le manteau présente des siphons très développés, l'impression palléale présente en général une échancrure postérieure, le *sinus palléal*, qui correspond à la ligne d'insertion des muscles rétracteurs de ce siphon. Le sinus palléal n'existe pas chez les Siphonés à siphon peu développé.

Lamellibranches aberrants. — Un certain nombre de Lamellibranches s'écartent du type général et doivent être étudiés spécialement. Parmi ces Mollusques aberrants, les *Pholades* sont les moins modifiées. Elles ont une coquille bien développée à valves bâillantes sur presque toute leur étendue. Mais la région cardinale s'est renflée au point qu'elle surplombe le crochet. Quand les valves sont au contact l'une de l'autre, c'est par cette région qu'elles se touchent, le crochet et le bord cardinal étant en dedans, écartés de la ligne médiane. Il n'existe plus ni ligament ni charnière. L'ouverture des valves de la coquille est effectuée par une portion du muscle antérieur, qui vient s'insérer sur la portion surplombante. Au crochet est attachée une longue apophyse recourbée, qui sert d'insertion au muscle élévateur du pied.

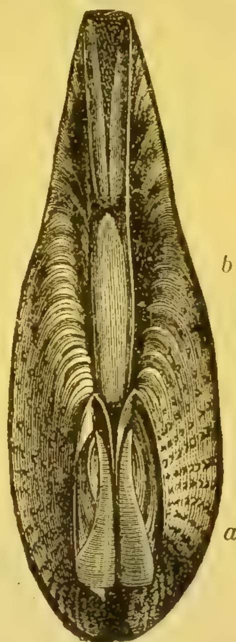


Fig. 367. — *Pholas dactylus*, dans sa position normale. — *a*, les deux plaques antérieures ; *b*, la plaque postérieure. (Entre les deux, se trouve une quatrième plaque transversale, très petite, qui n'est pas visible sur la figure.)

Le manteau déborde, sur la face dorsale, en dehors de la coquille, et recouvre la zone d'adossement des deux valves. Cette portion du manteau, comme le reste, sécrète une substance calcaire qui forme des valves adventives dorsales ; leur nombre varie de 1 à 5 (fig. 367).

La partie inférieure de la coquille est munie de dents très fortes ; on a dit qu'elles permettaient à l'animal, grâce au jeu particulier des muscles, de perforer les rochers en agissant comme une râpe, et de s'y creuser un trou où il passe sa vie. Mais cela est peu croyable, le calcaire étant beaucoup moins dur que le granit.

Fischer pense que le pied est pourvu de particules très dures, agissant comme du papier émeri. C'est un fait constaté pour les *Tarets*, connus depuis longtemps par les dégâts qu'ils commettent sur les bois en contact avec la mer.

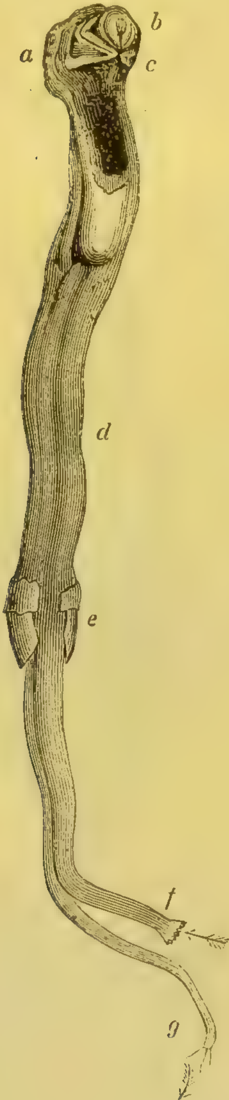


Fig. 368. — *Teredo fatalis.* — *a*, corps de l'animal; *b*, bourrelet antérieur du manteau, percé d'une étroite boutonnière ; *c*, coquille très réduite ; *d*, tube palléal ; *e*, palettes ; *f*, siphon inspirateur ; *g*, siphon expirateur (DE QUATREFAGES).

Bien que proches parents des Pholades, ces derniers (fig. 368) sont bien plus modifiés. Leur coquille bivalve est tellement échancrée en avant et en arrière, que l'ensemble des deux valves est réduit presque à un anneau (*a*). A la partie antérieure, émerge le manteau (*b*) ne laissant qu'une petite fente par où peut sortir le pied. En arrière, le manteau se prolonge en un tube (*d*), qui donne à l'animal un aspect vermiforme. Ce tube se bifurque à son extrémité et se continue par deux longs siphons (*f*, *g*.). La cavité du tube palléal elle-même est divisée par une cloison longitudinale en deux rampes qui correspondent aux siphons.

Le tube et les siphons sont enfermés à leur tour dans un tube calcaire assez irrégulier. Mais il n'y a d'adhérence qu'au point où commencent les deux siphons. Là, se trouvent un muscle obturateur annulaire, et un muscle transversal, qu'on considère comme représentant le muscle postérieur des Lamellibranches ordinaires. La formation de ce tube siphonal est déjà indiquée dans certaines formes non aberrantes, les *Myes*, les *Pholadomyes*, qui sécrétent autour de leurs siphons, un tube résistant, en continuité avec le périostracum de la coquille, et n'en est que le prolongement.

En ce point s'attachent aussi deux valves adventives, les *palettes* (*e*), qui se rabattent sur les siphons rétractés.

La famille des *Gastrochénidés* est souvent rapprochée des types précédents, bien que ses affinités soient douteuses. La coquille, très largement bâillante, se réduit, tandis que se forme un long tube adventif, sécrété par les siphons énormément allongés. Le genre *Gastro-*

chæna est peu modifié; ses valves sont fortes et reliées par un ligament externe. Le tube siphonal, qui manque parfois, est court, peu développé, et adhérent aux valves, dont il semble la continuation. Il s'allonge au contraire et devient libre chez *Fistulana*, proche parente du genre précédent (fig. 369 A).

Dans les *Clavagelles* et les *Aspergillum*, les valves se réduisent à de petites écailles de nacre qui se soudent (la valve gauche seule chez les *Clavagelles*) au tube palléal. Celui-ci est long; son extrémité antérieure, simplement percée d'une fente médiane dans la *Clavagelle*, est en outre perforée dans l'*Aspergillum* comme une pomme d'arrosoir, et porte une couronne de petits tubes sur tout son pourtour. L'extrémité siphonale est souvent entourée de plusieurs couronnes en forme de manchettes, montrant les divers stades d'accroissement des siphons (fig. 369 D, E).

Structure de la coquille. — La structure de la coquille des Lamellibranches ne diffère guère de ce que nous avons vu chez les Gastéropodes. On y retrouve les trois couches fondamentales (fig. 370) :

1° Le *periostracum* (*a*), uniquement formé de conchioline et sécrété par le bord extrême du manteau;

2° La couche prismatique (*b*), formant la majeure partie de la coquille. Elle est formée de lamelles de conchioline séparant des couches de prismes calcaires, que remplacent parfois des granules (*Cyprina*) ou des lamelles qui lui donnent la constitution de la nacre. Cette couche manque complètement dans le *Cyclas cornea* de nos eaux douces;

3° La *couche nacrée* (*c*), formée de lamelles alternantes de calcaire et de conchioline; elle est sécrétée par toute la surface du manteau, mais n'est pas toujours irisée.

Coquille des Céphalopodes. — Le *Nautile* est, à l'époque actuelle, le seul Céphalopode qui possède une coquille bien développée et capable de lui servir d'abri.

Elle est enroulée en spirale dans un plan, et des cloisons transversales la divisent en chambres successives dont l'animal n'occupe que la dernière (fig. 361). Cependant son extrémité postérieure se termine par un long prolongement qu'on nomme *siphon* (*st*). Par des orifices médians perçant chaque cloison, il traverse successivement toutes les chambres. Dans certaines espèces, il est lui-même revêtu par un tube de nacre continu. Les chambres inoccupées sont remplies d'air, et servent de flotteur à l'animal, lui permettant ainsi de nager.

La chambre initiale ou *protoconque* (fig. 371 A, *a*) est comparativement plus petite que les autres; elle est traversée de part en part par le siphon, qui vient s'attacher à son extrémité. Celui-ci porte extérieurement une « cicatricule » spéciale (fig. 371 B) dont on ne connaît pas la signification. Hyatt a voulu l'expliquer en supposant que c'était la trace d'une autre loge, antérieure encore

à celle-ci, et qui serait postérieurement tombée; mais les recherches de Munier-Chalmas montrent qu'il n'en est rien, la cicatricule n'étant pas en face du point d'attache du siphon.

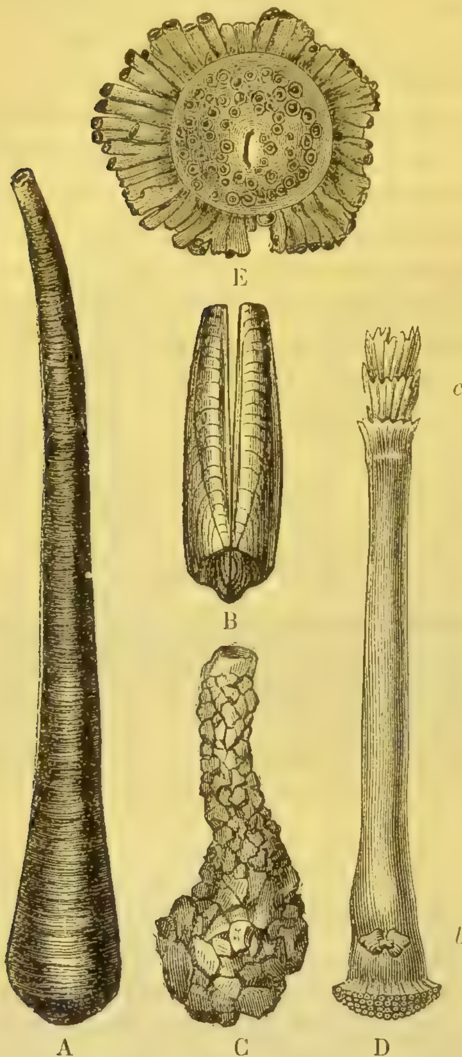


Fig. 369. — Lamellibranches aberrants. — A, *Fistulana clava*, dans son tube. — B, les deux valves internes. — C, *Gastrochæna modiolina*, Lam., montrant les dimensions relatives du corps et des siphons. [Cette espèce s'entoure d'un nid formé de petites pierres agglutinées.] — D, *Aspergillum vaginiferum* : *a*, disque antérieur ; *b*, valves de la coquille ; *c*, manchettes de l'extrémité siphonale. — E, disque antérieur, montrant la fente pédieuse, les orifices et les tubes.

Chez les *Dibranchiaux* au contraire (fig. 371 C), la loge initiale est élargie, le siphon pénètre à son intérieur, mais il ne la traverse pas, se renfle et se termine en un cul-de-sac, revêtu d'une paroi de nacre (*c*). Le fond de ce cul-de-sac est relié à la paroi de la protoconque par un funicule très grêle, corné ou calcaire, le *prosiphon* (*p*).

Régression de la coquille chez les Dibranchiaux actuels. — Les Dibranchiaux à coquille bien développée ont eu une grande extension pendant la période secondaire. Ce sont les Ammonites. Actuellement, la coquille est dans ce groupe en voie de régression. La *Spirule* seule possède une coquille externe; mais elle est déjà singulièrement réduite (fig. 372); elle est enroulée en spirale, mais les tours ne se touchent pas. Elle est divisée en chambres comme celle du Nautile, et présente un siphon. Mais la dernière loge a pour ainsi dire disparu, et la dernière cloison est au niveau même de l'extrémité du tube. La coquille ne sert plus d'abri à l'animal à l'état adulte. Le manteau donne deux lobes qui recouvrent la coquille presque complètement. Comme la surface générale du manteau est, dans tous les types, chargée de la sécrétion de la nacre, nous

nous expliquons que la coquille de la Spirule soit entièrement nacrée.

Chez les autres *Dibranchiaux*, la coquille est tout à fait interne,

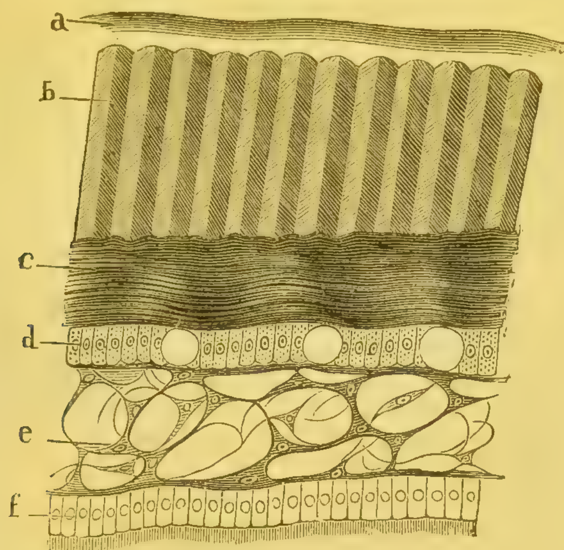


Fig. 370. — Coupe du test et du manteau d'*Anodonta cycnea*, normale à la surface. — *a*, périostracum; *b*, couche des prismes calcaires; *c*, couche nacrée; *d*, épithélium externe du manteau, sécrétant les couches de nacre; *e*, couche médiane du manteau avec ses cellules plasmatiques; *f*, épithélium palléal interne (LEYDIG).

et logée dans une poche close dépendant du manteau. En même

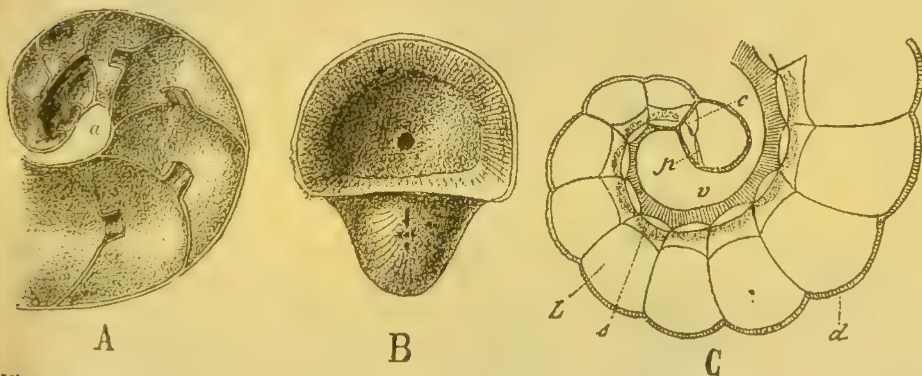


Fig. 371. — Commencement de la spire dans la coquille des Céphalopodes. A, coupe de la coquille de *Nautilus* : *a*, protochonque. Le siphon est interrompu (phragmosiphon). — B, la même coquille vue de face, montrant la cicatricule, et l'orifice du siphon à travers la cloison. — C, coupe d'une coquille de *Spirula* : *v*, côté ventral; *d*, côté dorsal de la coquille; *L*, loges aérifères; *s*, siphon; *c*, extrémité en cæcum du siphon; *p*, prosiphon (MUNIER-CHALMAS).

temps, elle se modifie profondément. La moins spécialisée est encore le *sépion* ou *os* de la Seiche, qui n'a conservé pourtant que peu d'analogies avec la coquille primitive. C'est une sorte de bou-

clier ovale (fig. 373A), limité sur sa face dorsale par une lame dure et convexe. Sur la face ventrale, se succèdent des lamelles calcaires, mélangées de conchioline, et creusées d'espaces aérifères, qui les rendent friables. Ce bouclier est particulièrement épais sur la ligne médiane. En arrière, la coquille se prolonge en un rostre pointu, très long dans certaines espèces.

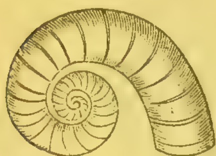


Fig. 372. — Coquille de *Spirula australis*.

La coquille des Bélemnites, qui était aussi tout à fait interne, nous montre comment le sépion a pu dériver de la coquille typique (fig. 371 B).

Elle se composait en effet de trois parties (fig. 374A) : 1° le *phragmocone* (*p*), correspondant à toute la coquille des Spirules, et dont la cavité était divisée en chambres très petites par des cloisons transversales ; 2° le *rostre* (*r*) développé sur les parois du phragmocone, mais énormément allongé ; 3° le *proostracum* (*po*), sorte de bouclier s'étendant en avant, dans la région dorsale. D'autres types (*Spirulirostra*) relient les Bélemnites aux Spirules (fig. 374 B).

Les trois parties constitutives de la Bélemnite sont conservées chez le Seiche ; mais le proostracum a pris le principal développement ; le rostre est en général très court, et le phragmocone est seulement représenté par une petite fossette postérieure ventrale.





A B

Fig. 373. — A, os de *Sepia officinalis*. — B, plume de *Loligo vulgaris*.

Dans les autres types, la coquille est toujours exclusivement formée de conchioline, et on ne peut plus y retrouver les diverses

parties qui précèdent. Chez le *Calmar* et les types voisins, elle a exactement la forme d'une plume d'oiseau (fig. 373 B), avec un *rachis* médian, et, dans la partie postérieure, deux lames minces latérales, présentant des ondulations qui rappellent tout à fait les barbes d'une plume.

Dans l'*Ommastrephes*, les deux lames se recourbent ventralement en arrière, se rejoignent et forment une cavité conique, où se loge la portion postérieure de la masse viscérale.

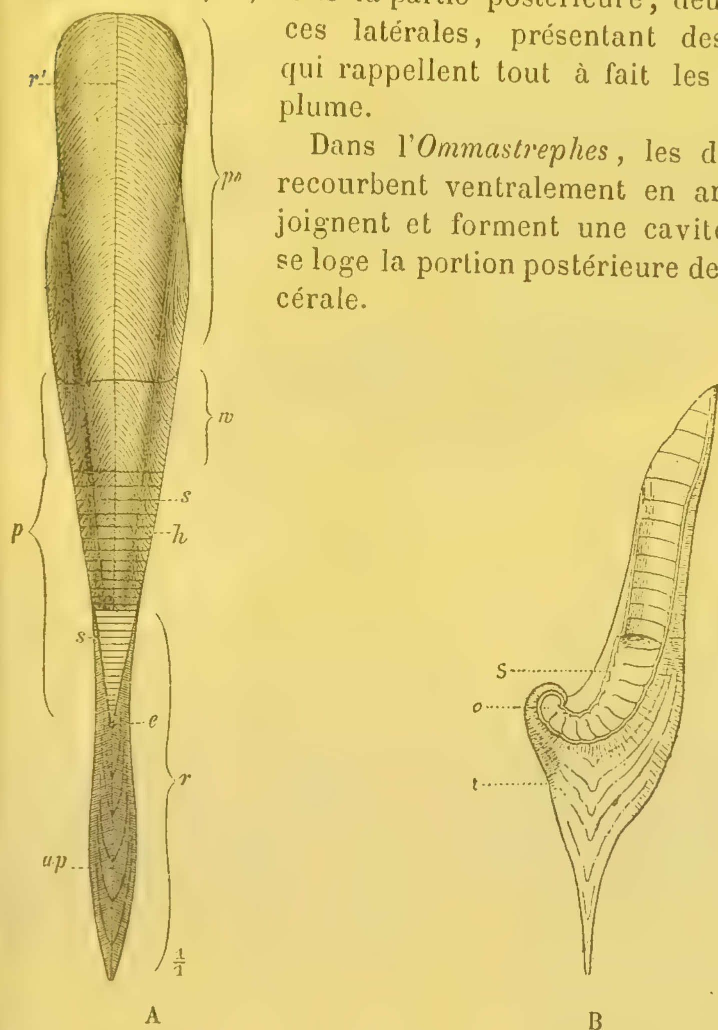


Fig. 374. — A, os de Bélemnite complet : *r*, rostre formé de lamelles déposées autour de la ligne apicale (*ap*); *p*, phragmacône et ses chambres aérifères, *h*, séparées par les cloisons, *s*; *e*, chambre initiale; *w*, chambre d'habitation; *po*, proostracum, en forme d'écaille continuant le rostre sur le côté dorsal. — B, *Spirulirostra Bellardii* : *o*, loge initiale; *s*, siphon; *r*, rostre (Munier-Chalmas).

Les *Octopodes* n'ont à l'état adulte aucune coquille. Mais ils en possèdent à l'état embryonnaire.

Il ne faut pas confondre avec une coquille la nacelle que sécrète l'*Argonaute* femelle (fig. 375). C'est un simple nid où elle dépose ses œufs. Cette nacelle nidamentaire n'est pas adhérente à l'animal ; sa structure diffère notablement des coquilles des autres Céphalopodes; elle n'est pas cloisonnée intérieurement. Enfin, au

lieu d'être sécrétée par le manteau, elle est produite par deux

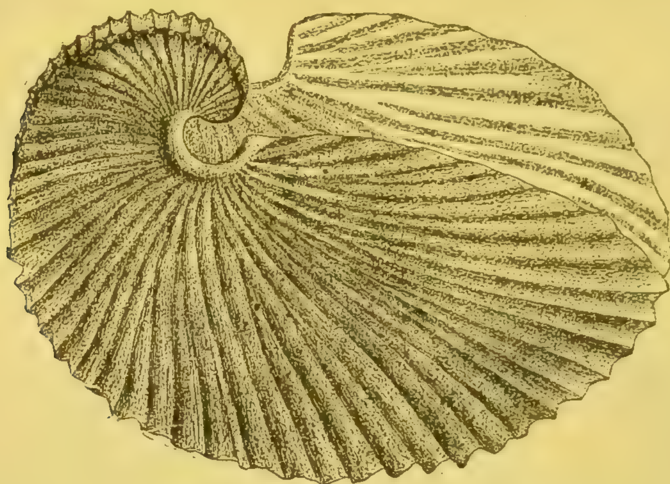


Fig. 375. — Nacelle nidamentaire d'*Argonauta Argo*.

bras, dont l'extrémité est élargie en raquette, et qui, constamment appliqués sur elle, la maintiennent contre le corps. Elle n'existe d'ailleurs pas dans le jeune âge.

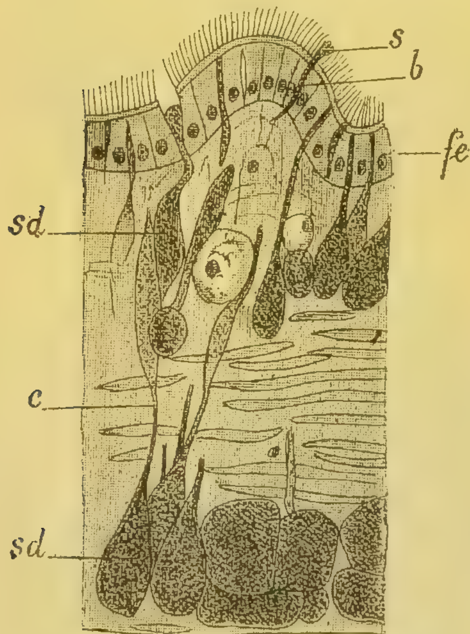


Fig. 376. — Coupe dans la région des glandes à mucus du côté interne du bord du manteau de *Cardium edule*. — *sd*, glandes à mucus ; *c*, canaux de communication entre les glandes profondes et les glandes externes ; *b*, passage du canal entre les cellules épithéliales (Becherzellen ?) ; *s*, évacuation de la substance sécrétée ; *fe*, cellules épithéliales ciliées (Drost).

§ 3. — *Téguments.*

Le tégument des Mollusques, — c'est là un des caractères primordiaux de l'embranchement — est remarquable par l'abondance des glandes qu'il renferme.

Il présente dans tous les groupes à peu près les mêmes propriétés et la même structure (1). Étudions-le plus spécialement chez les Gastéropodes. Les autres groupes présentent des caractères tout à fait analogues.

Le tégument est d'une excessive minceur sur les parties de la masse viscérale qui

(1) Leydig, A. N., t. LXII, 1876. — Flemming, A. M. A., t. VI, 1870. — Drost, M. J., t. XII, 1888.

sont en contact avec la coquille. Il s'épaissit davantage pour former le revêtement du manteau dans la cavité branchiale. Enfin, dans la partie céphalopédieuse, il est très épais et très résistant.

Il comprend, comme toujours, un épithélium exodermique, et une zone musculo-conjonctive (derme), d'origine mésodermique.

L'*exoderme* est formé de cellules élevées, mais on ne saurait le faire rentrer dans les catégories classiques d'épithélium cylindrique ou columnaire.

Ses éléments sont de plusieurs sortes; leurs formes sont très différentes, et bien que chaque sorte présente un aspect typique, cet aspect peut être plus ou moins altéré par le voisinage des cellules juxtaposées.

Le premier type de cellules est la *cellule ciliée*, cellule de soutènement, dont le corps, aminci à la base, se termine par un plateau élargi, couvert de cils. Ces organites disparaisssent presque entièrement chez les Gastéropodes terrestres. Les cils se localisent en effet, sur différents points de la sole ventrale : sur ses bords (*Arion*), autour de l'orifice de la glande supra-pédieuse (*Limax*, *Helix*, Sochaczewer), plus rarement sur toute la surface ventrale.

Les éléments les plus abondants après les cellules ciliées sont les *cellules à mucus*, qui forment des glandes mucipares uni-cellulaires; elles sécrètent le mucus qui couvre, d'une façon si constante, le corps de tous les Mollusques. Ce sont des éléments utriculaires, renflés, et, lorsqu'ils sont mûrs, remplis d'un liquide d'aspect granuleux; le protoplasma et le noyau sont alors relégués à la base de la cellule; quelques filets protoplasmiques parcourent seulement la portion périphérique. Le mucus s'échappe par déhiscence de la cellule. Ces cellules mucipares sont répandues partout; elles sont particulièrement abondantes chez les Prosobranches dans une région du manteau connue sous le nom de glande à mucus. Elles y prennent un aspect particulier qui sera décrit plus loin (p. 659).

Les cellules calcigènes ne semblent être autre chose que des cellules mucipares détournées de leur rôle primitif.

On rencontre également dans les parties du corps en relation directe avec l'extérieur, de nombreuses *cellules neuro-épithéliales*. Ce sont des cellules sensorielles. Elles abondent surtout dans le manteau, notamment dans l'organe de Spengel. Nous les décrirons donc avec ce dernier (voir p. 657).

Enfin, au milieu de ces cellules, se trouvent des îlots de cellules pigmentaires, formés d'éléments irréguliers anastomosés entre eux, et dont le protoplasma tient en suspension une multitude de granules colorés microscopiques.

Le *derme* est formé d'un ensemble complexe de tissu conjonc-

tif et de fibres musculaires. Il est percé de nombreuses cavités irrégulières, où le sang peut circuler, et qui sont par suite des lacunes sanguines. Nous y reviendrons plus longuement à propos de l'appareil circulatoire.



Fig. 377. — Relations des chromotophores de la *Sepiola Rondeletii* avec les fibres rayonnantes. — *p*, protoplasma de la cellule pigmentaire; *fr*, fibres rayonnantes; *ft*, fibrilles terminales; *tf*, espaces interfasciculaires, limités par les tractus *arciformes*, *ta*; *c*, cellules conjonctives contenues dans ces espaces; *b*, *cellules basilaires* des faisceaux, avec leurs noyaux, *n*; *c'*, cellules conjonctives accompagnant les faisceaux radiaires; *cf*, cellules conjonctives formant avec les fibrilles le réseau de la couche des chromatophores (Girod).

Ce derme est particulièrement épais dans la portion céphalopédieuse, surtout dans la région qui forme la sole ventrale. Les muscles abondent surtout. Nous avons vu en effet que c'est là le principal organe de locomotion. La tunique musculo-cutanée est en continuation directe avec le muscle columellaire, qui s'étend presque perpendiculairement à la sole ventrale, et va s'attacher à la columelle. C'est le muscle rétracteur du pied.

Téguments des Céphalopodes. — Les Céphalopodes seuls méritent ici une description spéciale. Ils sont constitués par un épithélium très fin et ne présentent de cils vibratiles que sur les tentacules du Nautile; cette couche exodermique repose sur une couche épaisse de fibres conjonctives et musculaires, au milieu de laquelle sont éparses des cellules toutes spéciales.

Elles sont de deux sortes :

1° Les *iridocystes*, qui contiennent des paillettes irisées, et qui donnent à la peau un aspect nacré;

2° Les *chromatophores*. Ces derniers sont des cellules rondes à l'état de repos et dont le protoplasma est rempli de granules pig-

mentaires bruns, noirs, bleus, jaunes, mais toujours de la même couleur dans une seule cellule. Sous des influences déterminées, ces cellules peuvent se dilater d'une façon considérable; le pigment, se répandant dans toute son étendue, forme alors sur la peau une large tache, qui revient à ses minimes dimensions primitives lorsque l'excitation cesse. De là de remarquables changements de couleur qui ont depuis longtemps frappé les naturalistes. On a constaté que les mouvements des chromatophores étaient sous la dépendance du système nerveux. Kiemensievicz a même localisé le centre de leur activité dans le voisinage des ganglions optiques; il se pourrait dès lors que les changements de couleur s'effectuassent par des réflexes dont l'élément initial serait une sensation visuelle. Mais ils peuvent être également le résultat de réflexes, dont l'origine est dans les terminaisons nerveuses tactiles qui entourent les chromatophores eux-mêmes.

Ils sont placés dans des espaces parcourus par des fibres rayonnantes qui s'attachent aux parois mêmes de la cellule (fig. 377). On a voulu y voir des fibres musculaires dont les contractions entraîneraient la dilatation de la cellule. Mais, d'après les recherches plus récentes, ce seraient simplement des fibres conjonctives; elles ne joueraient aucun rôle dans la dilatation des chromatophores, dont les mouvements seraient de nature amiboïde.

Tout récemment, Joubin a étudié le développement de ces organes; le chromatophore est une cellule épithéliale, émigrée dans la profondeur; les fibres rayonnantes sont au contraire d'origine mésodermique; elles seraient d'abord contractiles, puis deviendraient simplement conjonctives (?) (C. R., t. CXII, 1891).

§ 4. — *Manteau et cavité palléale. — Appareil respiratoire.*

Chez presque tous les Mollusques, il se forme, avons-nous dit, en un point du corps, un repli des téguments, qui limite une cavité plus ou moins largement ouverte, et destinée à loger les branchies et certains autres organes, ainsi qu'à servir de débouché au rectum, au rein et aux organes génitaux. Le repli tégumentaire est le *manteau*, la cavité est la *cavité palléale*.

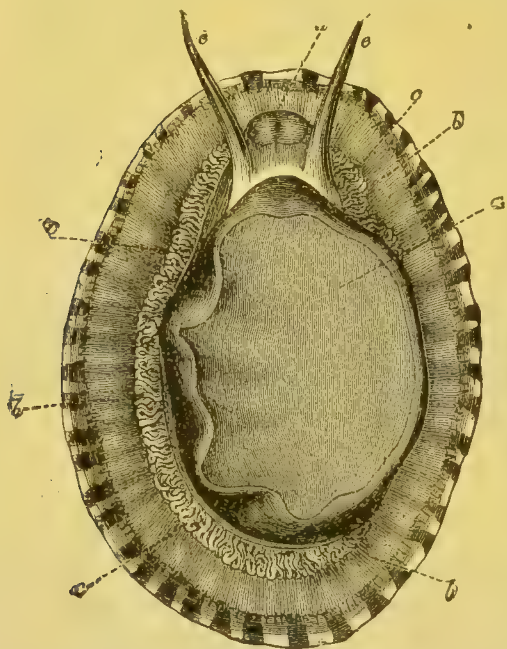
Les Nudibranches (*Doris*, *Æolis*, etc.,) et les *Ptéropodes Gymnosomes* en sont seuls dépourvus.

Formations palléales chez les amphineures. — Le cas le plus simple est celui des *Amphineures*.

Dans les *Neomenia* et les *Chætoderma*, la cavité palléale est représentée par une petite chambre placée autour de l'anus à la partie postérieure du corps. C'est là le type primitif, d'où déri-

vent les diverses dispositions que nous allons rencontrer. La cavité palléale est donc essentiellement *périanale*. C'est dans cette cavité que sont logées les branchies, toujours bipectinées chez les *Solénogastres*, c'est-à-dire formées de deux séries de lamelles. Ces organes manquent dans la *Proneomenia*.

Chez les *Chitons*, le manteau forme tout autour de l'animal un rebord saillant, une sorte de toit, et c'est entre lui et le pied que se trouve disposée la cavité palléale, ou, pour parler plus exactement dans ce cas, la *gouttière palléale*. C'est là que se trouvent les branchies, s'étendant de la bouche à l'anus, et se présentant de chaque côté sous la forme d'une rangée de lamelles membraneuses. A l'extrémité postérieure du corps se trouvent l'anus et les orifices urinaires et génitaux.



Fgi. 378. — *Patella vulgata*. — *a*, pied ; *b*, manteau ; *c*, branchies ; *d*, mufle ; *e*, tentacules.

C'est cette dernière région de la gouttière palléale qui représente la cavité primitive. Les branchies qui sont développées en avant ne représentent probablement pas les branchies primitives, et doivent être considérées comme des replis palléaux de formation secondaire.

Manteau et branchies de la patelle. — C'est de la même façon qu'on doit considérer le manteau et les branchies de la *Patelle*, seul type parmi les Gastéropodes où le manteau présente la même constitution que dans le Chiton, non pas probablement par suite d'une parenté directe, mais par suite d'un phénomène de convergence.

Le manteau (fig. 378, *b*) forme encore un repli tout autour du corps, et il règne sur les deux côtés une gouttière palléale continue, contenant les branchies ; celles-ci (*e*) sont réduites à des feuillets plissés parallèles, disposés en un cercle presque complet à la surface inférieure du repli palléal. Il n'est interrompu qu'au-dessus de la tête.

En ce point, la gouttière palléale s'approfondit et forme une

véritable cavité. C'est là que débouchent sur trois petites papilles l'anus et les deux conduits rénaux.

Cette cavité représente la cavité palléale des *Solénogastres* ; par suite d'une torsion de 180°, elle a été amenée tout à fait en avant, en même temps que l'anus et les orifices urinaires. Elle correspond exactement à la vaste cavité palléale que nous allons retrouver dans la plupart des Gastéropodes, et qui a été aussi amenée en avant, par la torsion signalée plus haut.

Chez ces derniers, nous allons avoir à examiner tout d'abord le manteau et la cavité palléale en elle-même; en second lieu les organes palléaux, qui ne sont que des replis de la surface inférieure du manteau, à savoir :

1° Les branchies (*Br*) ;

2° Les organes de Spengel (*Sp*) ;

3° Les glandes à mucus (*gm*).

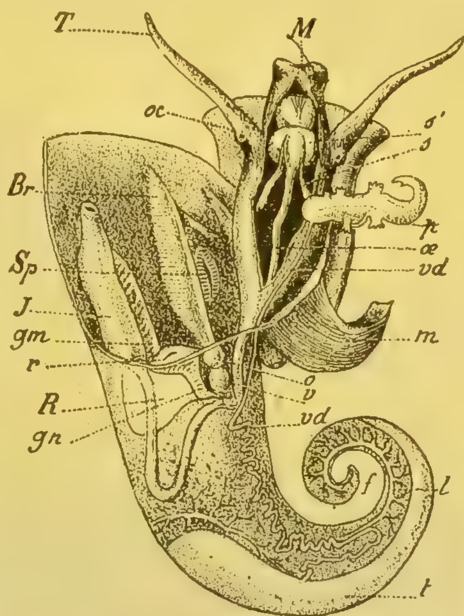


Fig. 379. — Anatomie de *Littoridina Gaudichaudii*, Eyd. et Soul. — *M*, bulbe buccal ; *T*, tentacule ; *oc*, œil; *m*, muscle columellaire; *s*,*s'*, glandes salivaires ; *œ*, œsophage; *f*, foie ; *l*, lacune veineuse courant tout le long du foie ; *J*, rectum ; *o*, oreillette ; *v*, ventricule ; *R*, rein; *gn*, glande néphridienne; *r*, orifice du rein dans la cavité palléale ; *Br*, branchie ; *Sp*, organe de Spengel ; *gm*, glande à mucus ; *t*, testicule; *vd*, canal déférent ; *p*, pénis (Souleyet).

Manteau et cavité palléale des Gastéropodes (1). — Prise dans son ensemble, la cavité palléale des Gastéropodes est très vaste ; elle s'étend parfois loin dans le tortillon, et elle est comprise entre la masse céphalopédieuse et le manteau. Celui-ci est rattaché à la première, le long de ses deux bords latéraux ; il est libre en avant, et c'est par là que la cavité palléale s'ouvre à l'extérieur.

Par suite de la disposition de la masse viscérale spiralée, qui s'est enroulée sur le côté droit, la cavité palléale a été rejetée vers la gauche, elle s'étend donc obliquement de droite à gauche en arrière.

Le manteau est une production essentiellement autonome, qui n'est une dépendance morphologique d'aucune autre partie du

(1) F. Bernard, A. S. N., 7e série, t. IX, 1890.

corps. Il est innervé par des ganglions spéciaux (*ganglions palléaux*), toujours distincts, ou du moins, s'ils sont soudés aux ganglions voisins, pourvus de connectifs cérébraux spéciaux. Les premiers ganglions de la chaîne viscérale contribuent eux aussi à l'innervation du manteau.

Orifices palléaux. — Dans les types primitifs de Gastéropodes, on constate nettement une tendance du manteau à se diviser en

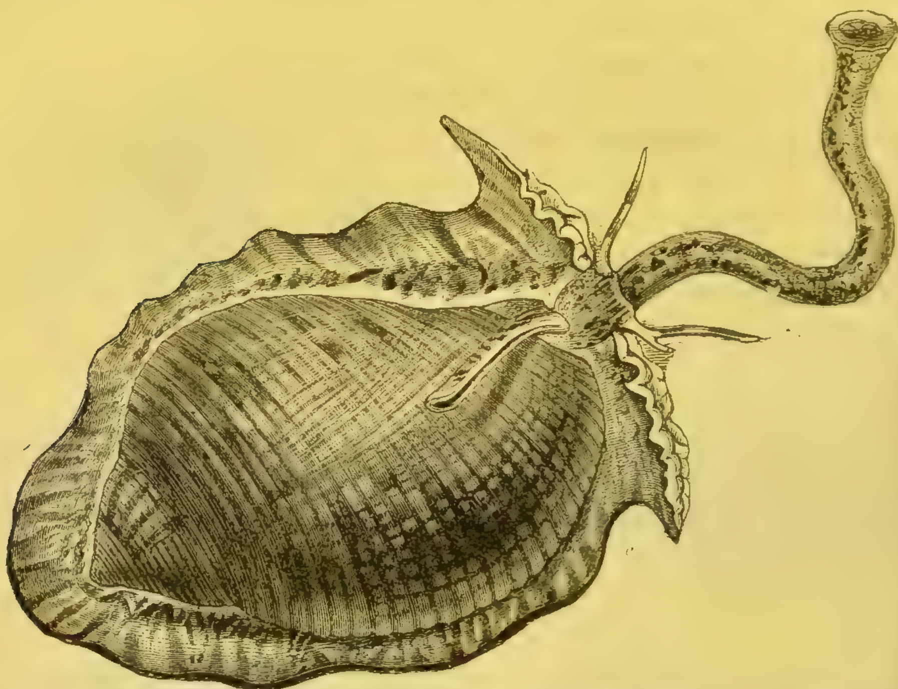


Fig. 380. — *Dolium perdix*. Le siphon est relevé au-dessus de la coquille. La tête montre les deux tentacules avec leurs pédoncules oculifères; la trompe est dévaginée.

deux lobes symétriques, droit et gauche. On a vu dans ce fait le vestige de la disposition qui s'exagère d'une façon générale chez les Lamellibranches.

Dans les Gastéropodes paléozoïques les plus anciens, cette duplicité du manteau reste manifeste pendant toute la vie de l'animal (*Pleurotomaria*). Les deux lobes du manteau sont séparés par une fente, qui se retrouve sur la coquille de ces Mollusques. Cette fente s'oblitère d'ailleurs d'arrière en avant, et n'existe réellement que près du péristome. Le même caractère, quoique plus restreint, s'observe chez l'*Emarginule*. L'*Haliotis* a les deux lobes palléaux distincts; mais, au lieu d'une fente, la coquille présente une série de trous, dont les antérieurs seuls sont réellement percés, les postérieurs s'obturant successivement. Enfin, chez la Fissurelle, le seul reste de la dualité du manteau est un trou, occupant le sommet du manteau, et correspondant à un orifice semblable dans la

coquille. Dans tous ces cas, l'ouverture antérieure de la cavité palléale sert seulement à l'introduction de l'eau, qui s'échappe par la fente ou l'orifice supérieur.

Chez les autres Prosobranches, le manteau est continu, la cavité n'a d'autre issue que la fente palléale. Le bord du manteau, qui la limite en haut, est généralement épaissi et muni d'un fort ruban musculaire, qui applique le manteau contre la paroi dorsale du corps et ferme la cavité palléale. Mais cette occlusion de la fente palléale n'est jamais complète, et il reste toujours vers la gauche, en avant de la branchie, une *ouverture respiratoire*, par où peut s'effectuer l'entrée et la sortie de l'eau.

Holostomes et siphonostomes. — Dans le cas le plus simple, le bord du manteau est régulièrement arrondi ; l'ouverture de la coquille a la même forme ; l'animal est dit *holostome*.

Mais, chez les Prosobranches carnivores, et un certain nombre d'herbivores, les bords de l'ouverture respiratoire se prolongent en avant, en un canal correspondant à celui de la coquille et de même forme que lui. C'est le *siphon palléal* (fig. 380). Toutes les transitions entre les formes holostomes et les formes munies de siphon, ou *siphonostomes*, peuvent se rencontrer dans une même famille (Cérithidés). C'est dire le peu d'importance qu'il faut attacher à ce caractère pour l'établissement des grands groupes.

Le siphon peut être très développé et s'étend parfois très loin à la volonté de l'animal ; il sert exclusivement à l'entrée de l'eau.

Lorsque la cavité palléale est fortement rejetée sur le côté par suite du mode d'enroulement de l'animal, il peut arriver que l'angle postérieur gauche se prolonge aussi en une gouttière analogue au siphon, et ayant les mêmes relations avec l'extrémité de la branchie. La coquille est alors creusée d'un canal postérieur, déjà bien visible chez la *Ranelle*, mais marqué surtout chez les *Cyprées*, les *Strombes* et particulièrement dans les genres voisins des *Rostellaires*, où il atteint l'extrémité postérieure de la coquille.

Le bord du manteau peut aussi présenter des lobes dont l'existence se manifeste sur la coquille par des épines ou des piquants ramifiés, curieux surtout chez les *Strombidés* et les *Murex*.

D'autres fois le bord palléal est pourvu d'un ou plusieurs tentacules ; c'est le cas de l'*Olive*, de la *Valvée*, de l'*Haliotis*, etc.

Régression du manteau chez les Opisthobranches. — La cavité palléale se réduit beaucoup chez les *Tectibranches*, où elle s'ouvre généralement sur le côté droit. Elle ne peut parfois contenir entièrement la branchie.

Dans les *Phyllidies*, ce n'est plus qu'un sillon, qui s'aperçoit sur les deux côtés du corps (*Diphyllidie*) ou sur un seul (*Pleurophyllidie*) ; il loge une série de lamelles branchiales comparables aux branchies des Chitons et des Patelles. Dans les autres

Nudibranches, il n'existe plus aucune trace de repli ni de cavité palléale.

Les *Ptéropodes*, que nous rattachons avec Pelseneer aux *Opisthobranches*, ne présentent la disposition ordinaire aux Gastéropodes que chez les *Limacinidés*, où la cavité palléale est placée sur le côté, comme chez les Tectibranches.

Dans les autres, elle est tout à fait ventrale, et a la forme d'un sac clos en arrière, ouvert en avant par une fente.

Cette disposition, qui se retrouve chez les Céphalopodes, a amené plusieurs zoologistes à rattacher les deux groupes. Mais il y a là simple convergence, la disposition des Céphalopodes est primaire et due à une flexion ventrale de la partie postérieure du corps; celle des Ptéropodes est secondaire et ne s'est produite qu'après la torsion latérale commune à tous les Gastéropodes. C'est ce qu'atteste non seulement la disposition des Limacines, mais la position asymétrique de l'anus sur le côté gauche de la cavité.

Le manteau disparaît entièrement chez les Gymnosomes. Le *Notarchus*, Tectibranche où la coquille est cornée et très mince, et le *Pneumodermon*, qui, seul de tous les Gymnosomes, possède sur le côté droit un repli branchial, font la transition.

Transformation de la cavité palléale du poumon. — Chez les Pulmonés, la cavité palléale se transforme et donne le poumon. Avec la disparition des branchies, le caractère le plus remarquable de ce poumon est le rétrécissement de l'orifice de la cavité. Il se réduit à un pore assez étroit, entouré de puissants muscles ; on le nomme le *pneumostome*. Cette réduction est une conséquence absolue de l'adaptation à la vie terrestre : elle arrête la dessiccation de la membrane respiratoire, qui sans cela ne serait plus apte à permettre l'échange des gaz (1).

Cette adaptation à la vie terrestre se montre également chez quelques Prosobranches, notamment chez le Cyclostome. Il n'existe pourtant pas de pneumostome à proprement parler. Le poumon se forme par disparition pure et simple de la branchie, déjà fort réduite chez la Bithynie. Le cas de l'*Ampullaire* est particulièrement intéressant comme réunissant les deux conditions et permettant en même temps la vie dans l'eau et dans l'air (2). La transformation de la cavité palléale en appareil pul-

(1) Jhering avait été conduit par l'étude de genres du Brésil à admettre que, dans les Stylommatophores, le poumon est formé par l'uretère, dilaté, puis secondairement divisé en un uretère secondaire et une poche pulmonaire. De là le nom de *Néphropneustes* qu'il avait donné à ces animaux, par opposition aux *Branchiopneustes*, où le poumon est formé aux dépens de la cavité branchiale (Z. W. Z., t. XLI, 1884). Ces idées ne semblent plus devoir êre admises aujourd'hui.

(2) La disposition de la cavité palléale est assez particulière. Le toit de cette cavité se dédouble, de façon à ce qu'il existe deux cavités superposées. L'inférieure, contenant la branchie et l'organe de Spengel, recevant l'anus

monaire se traduit anatomiquement par la richesse de l'appareil vasculaire du toit de cette cavité. Les vaisseaux y sont gros et nombreux, et le sang s'hématose à travers leur paroi.

BRANCHIES DES GASTÉROPODES. — Dans les Gastéropodes branchifères eux-mêmes, on ne saurait refuser au manteau un rôle respiratoire effectif. Il est en effet généralement creusé de lacunes nombreuses, destinées à conduire le sang vers la branchie, et il est certain que, dans ce trajet, ce liquide subit un commencement d'hématose. Mais il existe des organes spéciaux, à surface extrêmement développée sous un petit volume, et par là même jouissant au plus haut titre du rôle respiratoire. Ce sont les *branchies*.

Elles ne sont en somme que des replis de la face inférieure du manteau, replis occupés à l'intérieur par des lacunes sanguines, et n'ayant d'autre but que d'augmenter la surface de contact du sang et de l'eau chargée d'oxygène.

Originairement, et conformément à la symétrie primitive, il existe deux branchies symétriques, l'une droite, l'autre gauche. Elles sont encore telles dans quelques formes considérées comme primitives, comme la Fissurelle et l'Haliotis; la position, l'innervation et l'irrigation en sont exactement symétriques. Tous les autres Gastéropodes n'en possèdent qu'une, la branchie droite ayant disparu.

Cette disparition de l'une des branchies n'est pas un caractère très essentiel. On a voulu l'employer pour définir les groupes primordiaux de Prosobranches : les *Zygobranches* pourvus de deux branchies, les *Azygobranches* qui n'en ont qu'une. Des animaux très voisins ont été ainsi séparés. Tels l'*Haliotis* et les *Trochidés*, dont toute l'anatomie est semblable et qui ne diffèrent que par le nombre de leurs branchies. En réalité, ils doivent être réunis. De même, dans un autre groupe, la Patelle ne possède d'autre branchie que les lamelles circumpalléales que nous avons déjà décrites et qui n'ont aucune homologie avec les branchies des autres Gastéropodes. Au contraire, la *Tecture*, qui est extrêmement voisine, possède, outre ces branchies patelliformes, une autre branchie homologue de la branchie ordinaire.

STRUCTURE DE LA BRANCHIE. — Un caractère bien plus important consiste dans la forme même des branchies, qui avait conduit Cuvier à diviser les Prosobranches en *Aspidobranches* (= Diotocardes) et en *Pectinibranches* (= Monotocardes).

Chez ces derniers, pourtant les plus différenciés, la branchie a une structure extrêmement simple. Elle est formée de feuillets parallèles, plans, à peu près triangulaires, et insérés par toute leur

et le conduit urinaire, est la cavité ordinaire. La supérieure est la cavité pulmonaire. C'est un sac communiquant avec la cavité palléale par un orifice en forme de boutonnière. Le développement de ce poumon a notablement déplacé les organes palléaux. La branchie est rejetée à droite ; l'organe de Spengel, en avant, est devenu transversal (Bouvier).

base sur le manteau. Ils sont produits simplement par des plissements de la lame interne de ce dernier. La branchie est rejetée tout à fait sur la gauche du manteau, dont le rectum, placé parallèlement, occupe la droite ; le sang se rassemble dans de vastes lacunes autour de ce dernier organe, et, de là, passe dans la branchie, en suivant des lacunes transversales creusées dans l'épaisseur du manteau. Ces lacunes se réunissent en un sinus afférent, qui s'étend tout le long de la branchie, à son bord interne. C'est de là que le sang se répand dans les lamelles branchiales. Du côté externe, et parallèlement au précédent, est le sinus efférent qui ramène le sang au cœur.

Les branchies des *Diotocardes* sont plus compliquées. Elles sont *bipectinées*, c'est-à-dire offrent deux rangs de lamelles. Celles-ci, au lieu de s'insérer directement sur le manteau, s'attachent à un rachis médian longitudinal fixé au manteau par son bord dorsal supérieur, et soutenu par une tige solide, due à l'épaississement de la membrane basilaire de l'épithélium. Les lamelles sont insérées sur ce rachis par toute leur longueur.

A l'extrémité antérieure, le support branchial cesse d'adhérer au manteau , et le bout pointu de la branchie flotte librement dans la cavité palléale.

Le sinus branchial afférent court le long du support, sur le bord libre tourné vers la cavité palléale ; le sinus efférent est au contraire placé dans la base du support, en continuité avec le manteau. La circulation à l'intérieur des lamelles est ici encore lacunaire.

Chez l'*Haliotis*, le sang qui arrive aux deux branchies vient à peu près exclusivement du rein ; il en est amené par un large et court sinus basi-branchial, placé transversalement au fond de la cavité palléale, et creusé à l'intérieur d'une lame horizontale, divisant en deux étages le fond de la cavité palléale. Chez les autres Diotocardes , où il n'existe plus qu'une branchie, la branchie gauche, cette lame se développe considérablement, et presque toute la cavité branchiale est divisée par elle en deux étages superposés. Les feuillets de la branchie sont répartis de part et d'autre de cette lame, de sorte que ceux de la face supérieure sont dans un étroit cul-de-sac. Suivant Milne Edwards et Gegenbaur, cette cloison serait due à la soudure et au reploiement des lobes palléaux primitifs. Sur chaque face se développerait une branchie monopectinée, et la soudure des deux constituerait la branchie bipectinée des Diotocardes.

Mais cette hypothèse, contredite par la position de la lame, qui est horizontale et non pas verticale, par l'innervation et l'irri-

gation tout à fait dissymétriques de la branchie, ne peut être admise. La branchie bipectinée est un organe unique et la cloison est absolument homologue à la lame du sinus basibranchial de l'Haliotis.

Toujours est-il que, quand on suit la série des genres, ce rideau masque de plus en plus le plafond de la cavité palléale. Chez certains *Trochus*, chez les *Phasianelles*, les *Stomatelles*, le cul-de-sac est très réduit. Nous n'avons alors qu'un pas à faire pour arriver aux Monotocardes : il suffit d'admettre (Félix Bernard) que la lame se soude complètement au manteau. Dans ces

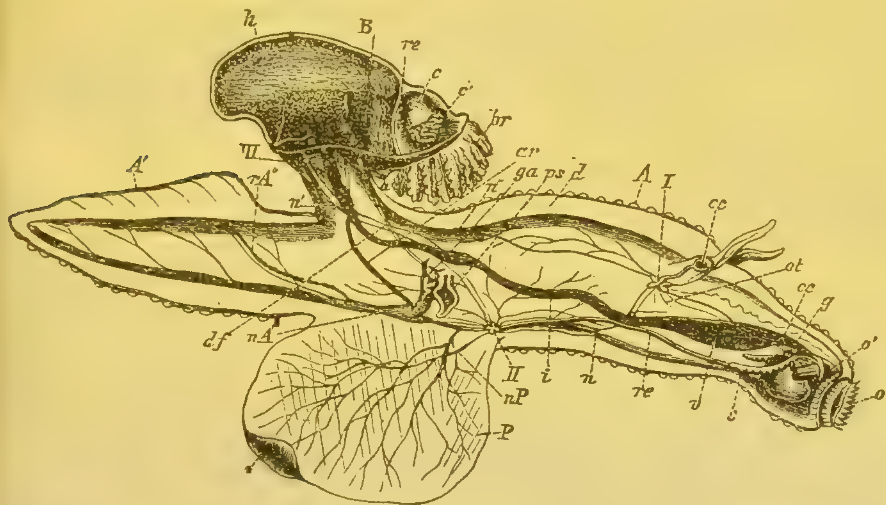


Fig. 381. — *Carinaria Mediterranea*, mâle. — *A*, partie antérieure ; *A'*, partie postérieure du corps ; *B*, sac viscéral ; *P*, pied nageoire ; *o*, bouche ; *o'*, masse buccale ; *œ*, œsophage ; *v*, jabot ; *i*, intestin ; *h*, foie ; *re*, rectum ; *a*, anus ; *c*, ventricule ; *c'*, oreillette ; *br*, branchie ; *ar*, aorte antérieure ; *rA''*, artère postérieure; I, ganglion cérébroïde ; II, ganglion pédieux ; III, ganglion palléal ; *g*, ganglion buccal ; *n*, connectif cérébro-pédieux ; *n'*, connectif palléo-pédieux ; *n''*, contactif cérébro-palléal ; *oc*, œil ; *ot*, nerf auditif ; *nP*, nerfs pédieux ; *df*, sillon vibratile déférent ; *ga*, flagellum ; *ps*, pénis ; *d*, tégument.

conditions, une moitié de la branchie disparaît, et nous arrivons à la branchie monopectinée des Monotocardes. Cette hypothèse est appuyée par le mode d'innervation et d'irrigation dans les deux groupes.

La branchie se réduit beaucoup dans les formes qui peuvent vivre quelque temps à l'air humide (Littorine, Bithynie). Elle est absolument rudimentaire chez le Cyclostome, qui est tout à fait terrestre.

Par exception, il existe chez les Monotocardes, un cas de branchie bipectinée ; c'est celui de la *Valvée*, dont la branchie, à peu près semblable à celle d'un Diotocarde, est insérée tout

près du bord du manteau et peut faire saillie au dehors. C'est un cas intéressant de persistance des caractères ancestraux.

Branchies des Hétéropodes. — La branchie des Hétéropodes, qui est reliée à celle des Monotocardes par le type de la Janthine, dénote une dégradation de l'appareil respiratoire, qui est en rapport avec la réduction du manteau, manifestée elle-même par celle de la coquille.

Chez les *Atlantes*, encore peu différenciées dans le sens pélagique, les branchies sont encore normales, logées dans la cavité palléale, et leurs feuillets, enroulés en forme de cônes, sont juxtaposés comme chez les Pectinibranches (fig. 356).

Chez les autres Hétéropodes, la branchie n'est plus contenue dans la cavité palléale. Les lamelles sont attachées sur le bord même du manteau, et prennent la forme de longs feuillets plissés, formant des franges sur le bord palléal (fig. 381, *br*).

Chez les *Pterotrachea*, où la cavité palléale est si réduite, elles émergent sur les bords de l'orifice sous forme d'un panache de feuilles élégamment découpées (fig. 357, *h*).

Branchie des Tectibranches. — Chez les *Tectibranches*, la branchie (Pl. IV, *Br*), rejetée vers la droite, est courte, épaisse, conique, et formée par les replis transversaux ou les lamelles feuilletées d'une lame creusée de lacunes, où circule le sang. Parfois, elle s'abrite dans une cavité palléale, mais généralement elle est trop grande pour s'y réfugier tout entière et fait saillie au dehors (*Aplysiidés*, *Bullidés*).

Le groupe des Phyllidiens, qui formaient pour Cuvier les *Inférobranches*, est remarquable par la réapparition de la symétrie bilatérale externe. La cavité palléale s'est, comme nous l'avons vu, réduite à une gouttière qui court le long des côtés du corps, soit d'un seul côté (*Pleurophyllidie*), soit des deux côtés (*Diphyllidie*). Elle renferme de nombreuses lamelles transversales. Les plus antérieures sont simplement respiratoires; toutes les autres renferment à leur intérieur des prolongements en cul-de-sac des glandes digestives.

Ce fait amène à juste titre à rapprocher ce groupe des Eolidiens qui appartiennent au sous-ordre des *Nudibranches*.

Branchies des Nudibranches. — Chez les *Nudibranches* proprement dits, la cavité palléale a entièrement disparu et avec elle la branchie des Tectibranches, qui était morphologiquement homologue à celles étudiées jusqu'ici. Le rôle respiratoire est rempli dans les animaux de ce groupe par des expansions cutanées du tégument dorsal, sans homologues chez les autres Gastéropodes.

Ces expansions peuvent affecter les formes les plus élégantes et les situations les plus variées.

Chez les *Doridiens*, les branchies, pareilles à des plumes, se

rangent en cercle autour de l'anus. Elles peuvent se rétracter à la volonté de l'animal.

Chez les autres, elles sont disposées en rangées longitudinales (*Tritonia*, *Tethys*, fig. 354), ou en touffes diversement arrangées (*Æolidiens*, fig. 353); tantôt simples appendices tubulaires, elles peuvent se ramifier d'une façon compliquée; nous avons déjà vu qu'elles contiennent à l'intérieur un diverticule en cul-de-sac de l'appareil hépatique. Enfin, dans un certain nombre de cas, les appareils respiratoires disparaissent complètement et l'hématose ne peut plus s'effectuer qu'à travers les téguments généraux; la respiration est purement cutanée. C'est le cas des *Limapontia*, *Rhodope*, *Phyllirhoe*, etc. Le ganglion palléal subsiste néanmoins dans beaucoup de Nudibranches. L'absence d'organes palléaux est par suite le fait d'une dégradation, et non celui d'une disposition primordiale.

Respiration chez les Ptéropodes. — La même dégradation se retrouve chez les Ptéropodes. La branchie n'est bien développée que chez les *Hyalea* : elle est formée par des houppes de filaments, disposés en une série demi-circulaire, et attachés au manteau. Elle est enfermée dans un sac, qui, d'après Gegenbaur, est une dépendance de la cavité palléale, et s'y ouvre en avant par une fente transversale. On la rencontre également chez le *Pneumodermon*. Elle est placée sur le côté droit et, quoique très réduite, elle a la même structure que dans les Aplysies. Partout ailleurs la branchie a disparu.

Dans quelques genres isolés, existent cependant des replis tégumentaires que l'on peut considérer comme des branchies secondaires, sans aucun rapport avec les branchies primaires. Tels sont les appendices terminaux des *Pneumodermon* et des genres voisins.

Organe de Spengel. — Dans tous les points, l'épithélium qui revêt la face interne du manteau présente des terminaisons nerveuses en grand nombre, que nous décrirons au chapitre des organes des sens. Ces cellules deviennent très abondantes dans une région du manteau, où il se constitue des organes, que l'on désigne sous le nom général d'*osphradium* (Lankester) ou d'*organes de Spengel*.

Chez les *Diotocardes*, la différenciation est peu avancée, le représentant de l'organe de Spengel se trouve tout le long du bord inférieur du support branchial. A l'extérieur on ne voit qu'un bourrelet épithélial à peine saillant. Mais l'étude histologique décèle sa vraie nature, et montre de nombreuses cellules neuro-épithéliales, en rapport avec un nerf sous-jacent, qui court tout

le long du support branchial, et qui émane d'un ganglion situé à la base de la branchie et servant à l'innervation de celle-ci. Les

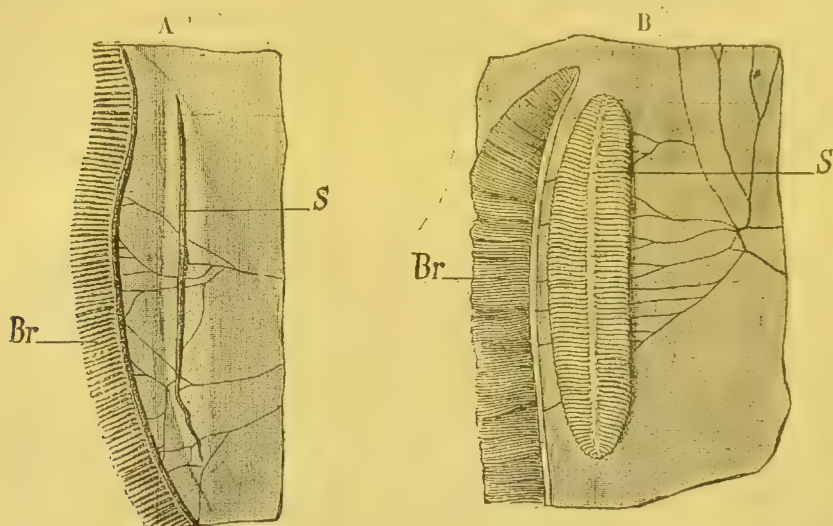


Fig. 382. — Branchie (*Br*) et Organe de Spengel (*S*) : A, de *Littorina littorea*; B, de *Cassidaria Tyrrhena*, avec leur innervation (F. Bernard).

mêmes connexions se retrouvent chez les *Aplysidés* et les *Bullidés*, où l'organe est seulement plus diffus.

Chez les *Prosobranches Monotocardes*, la différenciation est plus marquée. L'organe de Spengel devient indépendant de la branchie, qui d'ailleurs n'a plus de ganglion distinct. Il est toujours placé à gauche de l'organe respiratoire.

Dans les cas les plus simples, c'est un bourrelet épithélial, rem-

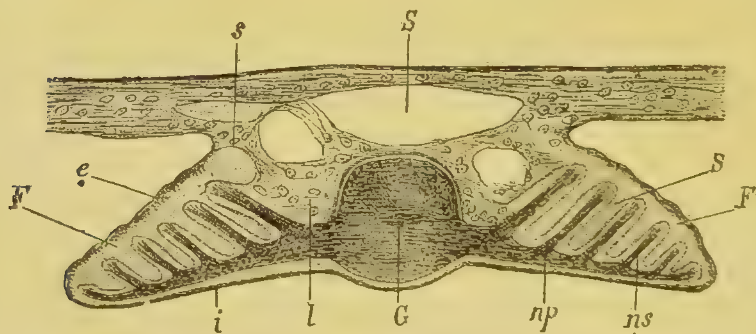


Fig. 383. — Couche transversale schématique de l'organe de Spengel bipectiné (fausse branchie) de *Ranella gigantea*. — *G*, ganglion; *np*, nerf principal; *ns*, nerfs secondaires; *F*, feuillets latéraux; *i*, leur bord inférieur; *e*, leur bord supérieur ou externe; *S*, sinus sanguin principal; *s*, sinus secondaires; *l*, lacunes (F. Bernard).

pli de terminaisons nerveuses, et recouvrant un gros nerf. Formant à peu près une ligne droite chez la Littorine (fig. 382 A, *S*), il peut dans d'autres types présenter de nombreux replis (*Strom-*

bus bubonius), ou des ramifications s'anastomosant (*Pterocera Lambis*), disposition n'ayant d'autre but que d'augmenter la surface sensible de l'organe.

Chez les Prosobranches supérieurs, l'organe de Spengel est formé par un ensemble de feuillets, placés les uns derrière les autres suivant deux séries parallèles, donnant à l'ensemble la forme d'une branchie bipinnée (fig. 382 B, *S*). De là le nom de *fausse branchie* qu'on lui a donné quelquefois. Daus l'axe de l'organe se trouve une masse nerveuse (fig. 383, *G*), contenant non plus seulement des filets nerveux comme dans les cas précédents, mais des cellules nerveuses, qui en font un volumineux ganglion. Il donne à chaque feuillet, un rameaux nerveux (*np*) qui se ramifie dans son épaisseur (*ns*) et dont les filets aboutissent enfin à des cellules neuro-épithéliales. Toutes les transitions existent d'ailleurs entre ces types extrêmes.

Osphradium des Pulmonés. — Chez les Pulmonés, l'organe de Spengel se présente sous une forme bien différente, à laquelle de Lacaze-Duthiers a attaché son nom. Les cellules neuro-épithéliales se localisent dans le revêtement d'une petite crypte qui avoisine le pneumostome, et qui repose sur un petit ganglion situé à l'extrémité du nerf palléal postérieur. Les recherches de F. Bernard ont identifié cet organe avec l'organe de Spengel des Prosobranches, bien différent comme apparence, et identique au fond comme structure. Il a en effet constaté que la Paludine formait un passage très net d'un groupe à l'autre. Elle a un organe de Spengel en bourrelet, tout à fait semblable à première vue à celui de la Littorine. Mais les coupes y décèlent une vingtaine de cryptes semblables à celles de l'organe de Lacaze-Duthiers et reposant sur un gros nerf courant tout le long du bourrelet.

L'osphradium a été retrouvé parmi les *Ptéropodes*, chez tous les *Thécosomes* et chez le *Pneumodermon*.

Glande a mucus. — Enfin, pour en finir avec les organes palléaux, il nous reste à étudier la *glande à mucus*. Comme pour les cellules sensorielles, il existe en tous les points de la surface palléale des cellules excrétrices, chargées de rejeter cette substance visqueuse, qui se dégage si abondamment du corps des Mollusques. Ce sont les *cellules mucipares* (fig. 384).

Ces cellules sont longues, disposées sur un seul rang et toutes attachées par un mince pédicule à la membrane basilaire. Tout près de leur base est le noyau entouré de protoplasma (C). Le reste de la cellule est occupé par du *mucus*, au milieu duquel se voient des filaments protoplasmiques se rattachant à la masse basilaire. Lorsque la cellule est remplie de mucus, elle se perce à son sommet d'un orifice, par où le mucus s'échappe (B); puis elle se referme et recommence à fonctionner.

Bien que les cellules mucipares soient très répandues, il est une région du manteau où elles abondent particulièrement; c'est dans la portion médiane, entre le rectum et la branchie. C'est cette région, mal limitée d'ailleurs, qu'on appelle *glande à mucus* ou *glande hypobranchiale.*

Cette région (fig. 377, *gm*) se couvre dans certains cas, de

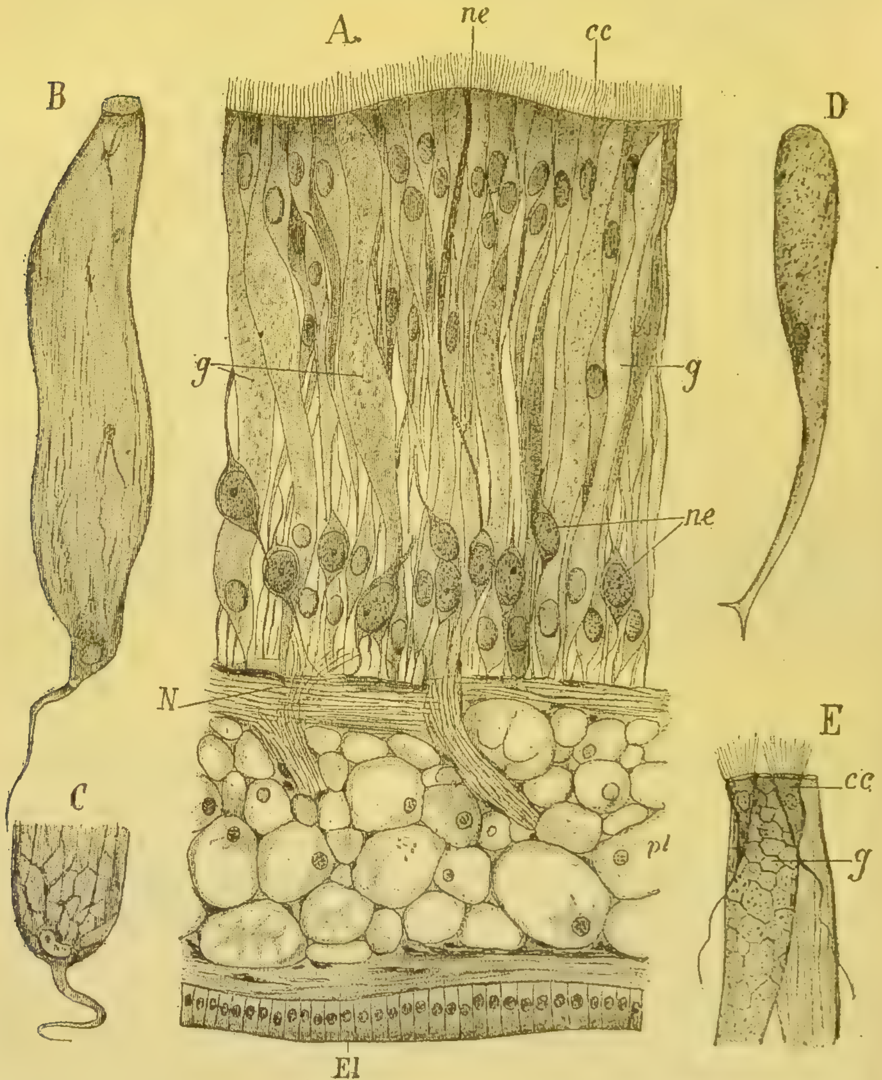


Fig. 384. — Glande à mucus (organe de la pourpre) de *Purpura lapillus.* — *EI*, épithélium externe; *N*, nerf; *ne*, cellules neuro-épithéliales; *cc*, cellules ciliées; *g*, cellules glandulaires. — B, cellules glandulaires après l'expulsion du mucus, montrant son extrémité ouverte; *C*, portion basilaire de cette cellule avec le noyau et le réticulum protoplasmique; *D*, cellule à mucus jeune; *E*, relation des cellules ciliées et des cellules sécrétrices; ces éléments sont empruntés à la glande à mucus de l'*Haliotis tuberculata* (F. Bernard).

replis plus ou moins saillants qui augmentent la surface sécrétante, et qui sont particulièrement développés chez les Ténio-

glosses et surtout chez les Rachiglosses, où la glande arrive progressivement à se localiser d'une façon complète.

La glande qui produit la pourpre n'est que la glande à mucus de la *Purpura*, modifiée seulement par la constitution chimique de la sécrétion.

On retrouve la glande à mucus chez les Ptéropodes Thécosomes, sur le bord libre du manteau, sous la forme d'une zone glandulaire tout à fait homologue à la glande à mucus. Chez l'*Hyalea*, elle ne paraît pas mucipare; le contenu des cellules est rempli de granulations renfermées à l'intérieur d'un vésicule.

Manteau des Lamellibranches. — Le manteau des Acéphales est, nous l'avons vu, formé de deux lobes latéraux attachés tout le long du corps dans la région dorsale, et libres par leur bord inférieur. La cavité palléale n'est donc plus sacciforme, comme chez les Gastéropodes. Elle communique largement en avant, en bas et en arrière, avec l'extérieur, au moins dans les types primitifs. Le bord du manteau est simple chez les espèces archaïques (Nuculidés, *Solenomya*). Dans tous les autres, il présente trois bourrelets ou plis longitudinaux : le pli externe est le *pli de la coquille*, car il est chargé de sa sécrétion ; le pli interne est le *pli du velum*; le pli moyen, où se trouvent souvent des taches pigmentaires, considérées comme visuelles, est le *pli ophthalmique*.

Dans un certain nombre de types (*Nucula*, *Anomia*, *Arca*, *Avicula*, *Pecten*, *Lima*, etc.), les bords de chaque lobe palléal sont absolument libres de toute soudure.

Dans la plupart des cas au contraire, une adhérence vient relier ensemble ces deux lobes.

Soudure des bords palléaux. — Dans le cas le plus simple (*Mytilidés*, *Carditidés*, etc.), il n'existe qu'une suture, qui commence toujours non loin de l'extrémité postérieure, et s'avance plus ou moins en avant. Il y a donc deux orifices : l'un antérieur très étendu, pour le passage du pied ; l'autre postérieur plus réduit, pour l'entrée et la sortie de l'eau. Même chez les Lamellibranches à lobes libres, en effet, grâce à la direction du mouvement ciliaire, le trajet de l'eau allant à la bouche et aux branchies ou revenant de ces organes n'est pas indéterminé. L'eau pénètre par la partie postérieure dans le milieu de la cavité palléale, la traverse d'arrière en avant, puis passe à travers les branchies, et parcourt d'avant en arrière l'espace compris entre les branchies et le manteau. Elle ressort enfin par la partie postérieure, le courant de sortie étant dorsal par rapport au courant d'entrée.

Chez les Lamellibranches plus différenciés, il se produit une autre suture postérieure. Il y a donc trois orifices palléaux :

l'orifice pédieux, en avant; en arrière les deux orifices aquifères. L'orifice pédieux, primitivement très large, peut se réduire considérablement; de sorte que le pied, ne pouvant faire saillie au dehors, s'atrophie. La cavité arrive ainsi à se transformer en un sac à peu près clos en avant, et ouvert en arrière.

Des deux orifices postérieurs, celui qui est situé ven-

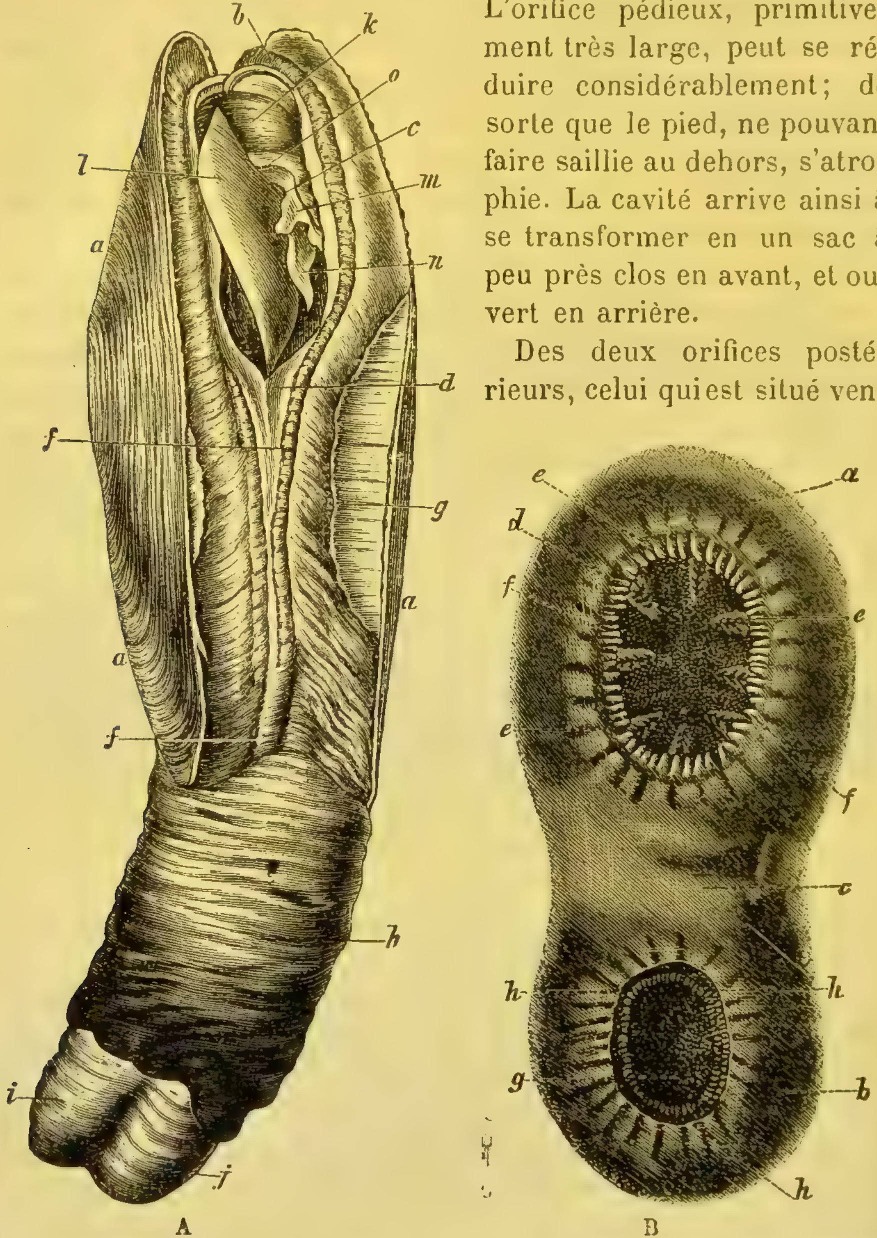


Fig. 385. — *Lutraria solenoïdes.* — A, l'animal et sa coquille, vus du côté ventral, en grandeur naturelle. — *a*, coquille; *bd*, ouverture antérieure du manteau; *f*, suture ventrale des lobes du manteau; *g*, muscle adducteur, en partie séparé de la coquille; *h*, masse commune des siphons revêtus de l'épiderme; *i*, siphon anal; *j*, siphon branchial; *k*, muscle antérieur; *l*, pied; *m,n*, palpes; *o*, lèvre supérieure. — B, ouvertures des siphons grossies : *a*, siphon branchial; *b*, siphon anal; *c*, suture palléale intersiphonale; *d*, orifice du siphon branchial; *e*, les grands tentacules; *f*, les petits tentacules; *g*, orifice du siphon anal; *h*, tentacules.

tralement est l'*orifice aspirateur* ou *branchial*, l'autre placé au-dessus est l'*orifice expirateur* ou *cloacal*.

Dans tout le groupe des *Siphonés*, le manteau se prolonge autour des deux orifices pour former deux tubes, les *siphons* (fig. 385 A, *i* et *j*), dont le développement est parallèle à celui de la soudure des lobes du manteau dans la région antérieure. Les cavités des deux tubes sont toujours distinctes, mais leurs parois peuvent être libres, partiellement soudées, ou ne plus former en apparence qu'un tube à deux cavités : les deux orifices externes sont généralement entourés de tentacules sensoriels (fig. 385 B, *e*, *f*, *h*). C'est le développement de ces siphons qui s'exagère dans le Taret et aboutit à la constitution d'une région vermiforme, placée à la suite du corps proprement dit, qui semble représenter la tête (fig. 368).

Branchies des Lamellibranches (1). — La description que l'on donnait jusqu'ici de l'appareil respiratoire des Acéphales, ne permettait guère de comparer celui-ci aux branchies des Gastéropodes. On décrivait en effet quatre branchies, placées, deux de chaque côté, de part et d'autre du corps. Ces branchies étaient composées chacune d'une lame membraneuse, percée de trous, et diversement conformée, s'insérant, dans toute la longueur du corps, au fond de la gouttière formée par l'insertion des lobes du manteau à la masse viscérale. Il est difficile, comme on le voit, de rattacher ces branchies ainsi décrites, aux branchies mono- ou bi-pectinées des Gastéropodes. Les recherches de Pelseneer et de Ménégaux ont permis de comprendre la disposition de cet appareil d'une façon tout autre, qui le laisse facilement ramener à ce qui existe dans les autres groupes.

On doit décrire l'appareil respiratoire des Acéphales, comme formé de deux branchies bipectinées, portées par deux supports branchiaux, qui courent d'une extrémité à l'autre, dans le fond des deux gouttières palléo-viscérales.

Constitution des éléments de la branchie. — Si, au lieu de s'adresssser aux représentants supérieurs du groupe, on examine les formes les plus anciennes et les plus primitives, cette conception s'impose tout de suite. Chez la Nucule, et surtout dans les genres *Yoldia*, *Leda*, *Malletia*, chaque support branchial porte deux séries de lamelles, placées parallèlement, et rappelant d'une façon complète ce que nous connaissons déjà chez les Diotocardes (fig. 386 A). Les lamelles perpendiculaires à la direction du sup-

(1) Pelseneer. — *Deep-Sea Molluscs*, Challenger Reports, 1888. — *Sur la classification phylogénétique des Pélécypodes*, B. Sc., t. XX, 1889. — *Contribution à l'étude des Lamellibranches*, A. B., t. XI, 1891. — Ménégaux, *Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins*, Thèse de doctorat, 1890.

port, s'alignent les unes derrière les autres, comme les feuillets d'un livre. Nous allons voir comment cette branchie primitive peut donner toutes les autres.

Pour permettre une hématose plus grande, ou, ce qui revient au même, pour augmenter la surface respiratoire, les lamelles branchiales s'allongent (B) et se transforment en longs filaments placés côte à côte comme les dents d'un peigne ; mais, afin de se loger dans la cavité palléale, les filaments de chacune des séries qui forment une demi-branchie, au lieu de se placer comme c'était le cas tout à l'heure, dans le prolongement des filaments de la série congénère, se recourbent vers la face ventrale, et deviennent

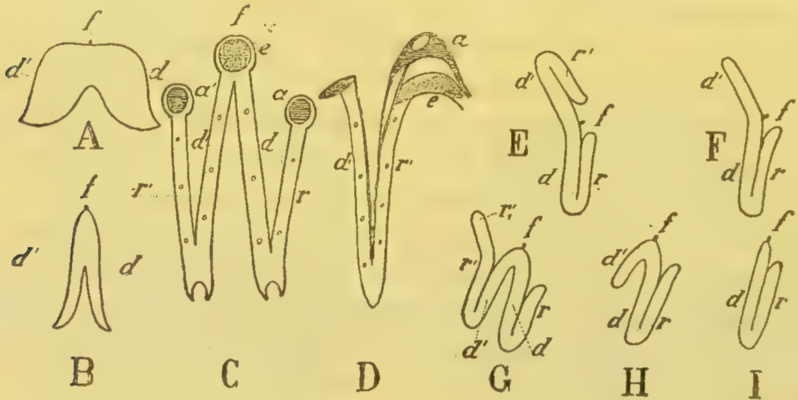


Fig. 386. — Coupe transversale des branchies de divers Lamellibranches, montrant la forme des lamelles ou filaments. — *f*, point d'attache ; *d*, *r*, feuillets direct et réfléchi de la lame interne ; *d'*, *r'*, feuillets correspondants de la lame externe. — A, type primitif folié (*Nucula*). — B, élongation des lamelles (type hypothétique). — C, branchie typique des Lamellibranches (type circulatoire de la Moule) : *a*, vaisseau afférent ; *e*, vaisseau afférent. — D, Lamellibranches typiques (type circulatoire de l'Arche). — E, Branchie de *Tellina*. — F, Branchie de *Lyonsia*. — G, Branchie de *Cardium* : *r'*, appendice de la lame externe. — H, Branchie de *Lasæa*. — I, Branchie de *Lucina*, etc. (C. et D, d'après Menegaux, les autres figures d'après Pelseneer).

parallèles aux filaments de la série voisine. Il n'existe pas, à l'époque actuelle, de Lamellibranche ayant de telles branchies, pouvant se représenter par le schéma B de la figure 386. Toujours en effet, les filaments, arrivés à une certaine longueur, se recourbent vers le haut, ceux de la série externe vers l'extérieur, ceux de la rangée interne vers l'intérieur. Chaque filament se compose alors d'une portion directe et d'une portion réfléchie (fig. 386 C, D) (*Arca*, *Mytilus*).

Cette disposition résulte de l'accroissement excessif du filament, qui, ne pouvant plus s'allonger vers la face ventrale, se replie dorsalement.

Enfin, les filaments voisins appartenant à la même série, se

réunissent par des anastomoses transversales, qui donnent à chaque série une individualité plus grande, et finissent, quand elles ont pris un plus grand développement, par la transformer en un feuillet percé de nombreux orifices. A cet état, qui est le plus général parmi les Lamellibranches, chaque branchie est formée de deux *lames* fenêtrées, comprenant chacune deux *feuillets*, un *feuillet direct* et un *feuillet réfléchi.*

Rien n'empêche d'ailleurs de généraliser ces termes, et de désigner sous le nom de feuillets et de lames un ensemble de filaments, ou même de lamelles, aussi bien qu'une membrane fenêtrée.

En résumé, il existe chez les Lamellibranches trois sortes de branchies, permettant de les diviser en trois ordres :

1° Les *branchies foliées* dont les lames sont formées de lamelles juxtaposées, et n'ont qu'un feuillet direct (*Nucula*, A).

2° Les *branchies filamenteuses*, dont les lames ont deux feuillets, direct et réfléchi et sont formées de filaments distincts (*Mytilus*).

3° Les *branchies lamelleuses*, où chaque lame présente une cohérence plus ou moins grande, grâce à la présence d'anastomoses transversales reliant les filaments primordiaux (*Anodonta*).

Indépendamment de ces variations morphologiques, que l'on peut considérer comme de premier ordre, il en existe d'autres, moins importantes, mais dont il faut cependant dire quelques mots.

Variations dans le développement relatif des feuillets. — Certaines variations ont rapport au développement relatif des divers feuillets. Le plus souvent, les quatre feuillets d'une branchie sont égaux, et les deux feuillets réfléchis viennent s'attacher à côté de la ligne d'insertion des feuillets directs. Mais il peut arriver que les filaments n'atteignent pas une longueur suffisante pour qu'il en soit ainsi; le feuillet réfléchi reste court, et son bord supérieur, ne pouvant atteindre le manteau, reste flottant dans la cavité palléale (*Pecten*).

D'autres fois, au contraire, il s'allonge d'une façon excessive, dépasse le point d'insertion du feuillet direct, et se prolonge dorsalement, comme pour former le rudiment d'une troisième lame (*Cardium*) (fig. 386 G).

Enfin il peut exister un autre mode de réduction, portant sur toute la lame externe, qui peut être rejetée dorsalement (*Tellina*, fig. 386 E) ou bien réduite à un feuillet direct (*Lasæa*, fig. 386 H), ou disparaître complètement (*Lucina*, fig. 386 I, *Montacuta*).

Variations dans la disposition des éléments branchiaux. — D'autres variations ont trait à la constitution même de la lame branchiale. Si nous considérons les branchies filamenteuses, elles peuvent dans le cas le plus simple *Arca*, *Mytilus*), être composées de filaments tous égaux (fig. 387, A). Mais souvent aussi, outre les gros filaments, il en existe de petits, parallèles aux premiers, qui se disposent entre ceux-ci, de façon que leur ensemble forme une gouttière grillagée (B, C), dont la section a la forme d'un V, à sommet externe. La branchie est alors plissée. La même disposition peut se représenter dans les branchies lamelleuses, qui dès lors peuvent être planes, ondulées ou plissées.

Les filaments branchiaux des branchies filamenteuses sont maintenus en

place par des tubercules (fig. 387 C, *t*), couverts de cils qui s'intriquent les uns aux autres; ce sont ces tubercules, en se développant, qui forment les

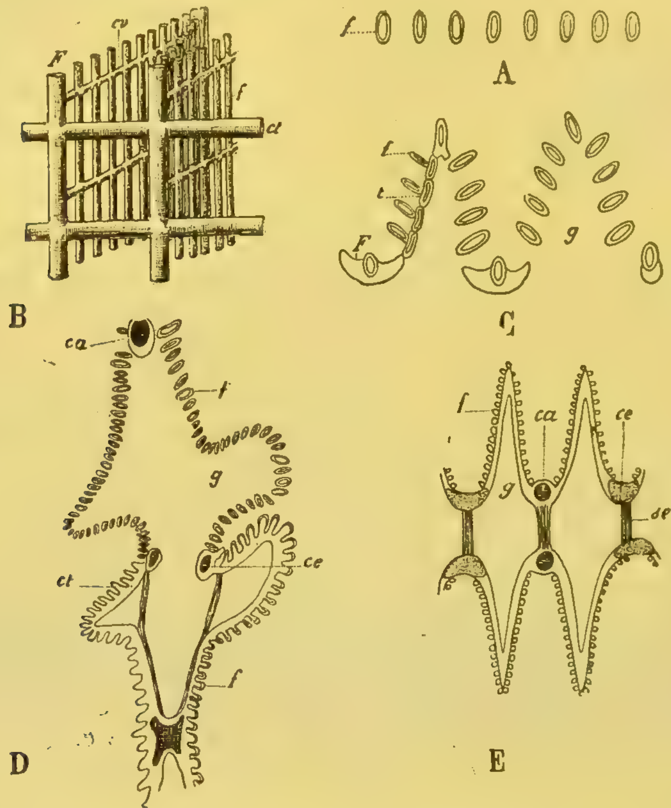


Fig. 387. — Coupe longitudinale (perpendiculaire aux filaments branchiaux) de divers Lamellibranches. — A, Branchie filamenteuse simple (*Arca*); *f*, les filaments tous égaux.

C, branchie filamenteuse plissée (*Avicula tarentina*); — *F*, filaments principaux; *f*, filaments secondaires; *g*, coupe d'une gouttière branchiale regardant l'espace intrabranchial. A gauche de la figure, la coupe rencontre les tubercules épithéliaux ciliés (*t*), retenant les uns contre les autres les filaments, qui n'ont jamais d'anastomoses.

B, vue perspective d'une branchie filamenteuse plissée de *Pinna nobilis*. — *F*, filaments principaux; *f*, filaments secondaires formant une gouttière dont la section a la forme d'un V, tourné vers l'espace intrabranchial; *cr*, canalicule en forme de V, réunissant tous les filaments secondaires d'une gouttière; *ct*, canal réunissant les canaux principaux.

D, branchie lamelleuse (*Lutraria*). — *f*, filaments primitifs, réunis par de nombreuses anastomoses transversales, *ct*, que la coupe montre dans la partie inférieure de la figure. Les canaux principaux primitifs ont, de deux en deux, leur portion directe, réunie à leur portion réfléchie par des septa, qui divisent l'espace intrabranchial en chambres contenant chacune deux gouttières, *g*; *ca*, canaux afférents placés dans les septa; *ce*, canaux efférents placés dans les filaments principaux libres. Pour être comparée aux autres, cette figure doit être placée de façon à ce que son grand axe soit horizontal.

E, Branchie lamelleuse plissée (*Solen*). Les canaux principaux présentent tous des septa, *se*. Mêmes lettres que pour D (Menegaux).

anastomoses transversales. Nous n'avons parlé jusqu'ici que des anastomoses parallèles au support branchial, et reliant l'un à l'autre deux filaments voisins

d'une même lame (fig. 387 B, *cv*, *ct*). Il en existe d'autres chargés de relier la partie directe à la partie réfléchie d'un même feuillet. Quelquefois même il se développe des septa (E, *se*) qui divisent l'espace compris entre les deux feuillets en compartiments successifs. La lame branchiale constitue alors un tout très compact, mais on y trouve toujours les éléments constituants, les filaments, et les fenêtres rectangulaires disposés entre eux.

Vaisseaux branchiaux (1). — A la base de la branchie, parallèlement au support branchial, courent les sinus afférents et efférents. Il existe toujours un vaisseau efférent commun aux deux lames de la branchie, et contenu dans le support branchial (fig. 386, C et D, *e*).

Quant aux vaisseaux afférents, ils peuvent occuper deux positions différentes : dans un cas (fig. 388 C, *a*), ils sont placés au bord extrême du feuillet réfléchi ; dans l'autre (fig. 386 D), il n'en existe qu'un placé au-dessus du vaisseau efférent, et commun aux deux lames. Suivant que l'une ou l'autre des dispositions est réalisée, la circulation est fort différente à l'intérieur du filament : dans le premier cas, il n'y existe qu'un courant, descendant (afférent) dans le feuillet réfléchi, ascendant (efférent) dans le feuillet direct. Dans le second cas, au contraire, chaque filament comporte deux courants : l'un ascendant, l'autre descendant.

Dans les branchies lamelleuses, les connexions qui s'établissent entre les filaments modifient beaucoup la direction des courants sanguins ; elle devient beaucoup plus irrégulière, car chaque filament ne présente plus un appareil sanguin autonome. Il y a des canaux afférents, et efférents séparés les uns des autres, et présentant avec les septa interbranchiaux, des connexions importantes (fig. 387, D et E) ; les canaux afférents (*ca*) sont toujours à l'intérieur d'un septum ; il n'en est pas de même des canaux efférents (*ce*) qui peuvent être soit dans un septum (E), soit dans l'intervalle qui sépare deux septa (D).

Les branchies possèdent de vrais vaisseaux à endothélium. Ce revêtement est surtout net dans les vaisseaux efférents, où il continue celui de l'oreillette (Ménégaux).

Il existe aussi dans les plus fins canalicules, et c'est dans les vaisseaux afférents qu'il est le moins net. Il n'existe jamais dans tous les cas de lacune interstitielle.

Les filaments branchiaux sont soutenus par une tige de consistance cartilagineuse, formée sans doute comme chez les Gastéropodes par un épaississement de la membrane basilaire de l'épithélium.

Celui-ci contient plusieurs sortes de cellules, mais les plus nom-

(1) Ménégaux, *loc. cit.*

breuses sont les cellules ciliées qui entretiennent les courants d'eau. Certaines d'entre elles ont des cils d'une longueur extrême, notamment celles du bord libre de la lame branchiale.

Concrescence des branchies entre elles et avec le manteau. — Chez les *Nuculidés*, les *Solenomyidés*, les *Arcidés*, les *Trigoniidés* et les *Pectinidés*, les deux branchies sont complètement libres. Dans l'*Anomia*, les deux branchies se soudent sur la ligne médiane. Partout ailleurs, non seulement elles sont unies l'une à l'autre en arrière du pied, mais le septum qu'elles forment ainsi vient s'attacher au septum intersiphonal formé par la soudure des lobes du manteau entre les deux siphons. La cavité palléale est donc ainsi divisée en deux chambres, les chambres supra- et infra-branchiale, par un septum formé de deux parties distinctes : un septum branchial et un septum siphonal.

Dans les genres *Poromya*, *Silenia* et *Cuspidaria* les branchies se transforment en un septum musculaire tendu d'un lobe à l'autre du manteau au-dessous du pied et formant un rideau qui s'attache en arrière à la suture palléale intersiphonale. Ces genres sont réunis par Pelseneer dans le groupe des *Septibranches*.

Glande a mucus et organe de Spengel des Lamellibranches. — Pelseneer a retrouvé, chez les Lamellibranches, des rudiments de la glande à mucus et de l'organe de Spengel. Chez les *Nuculidés* et les *Solénomyidés*, on observe, en effet, dans la partie postérieure de chaque lobe palléal, une grosse masse à structure lamellaire ou plissée, et ayant la même histologie que chez l'*Haliotis*. Cet organe disparaît dans les Lamellibranches plus spécialisés.

L'osphradium est plus répandu. Il est toujours en connexion avec la naissance des nerfs branchiaux, mais peu visible extérieurement, sauf chez l'*Arca* où il est pigmenté. Dans les autres cas, l'histologie seule peut déceler sa présence. Sa position est constante; il est toujours dans le voisinage des centres viscéraux. C'est un ganglion surmonté par un épithélium cilié et sensoriel. Tantôt (*Mya*, *Pholas*) il s'étend sur une assez grande longueur du nerf branchial; tantôt il est très court, et juxtaposé au ganglion viscéral. Il est rudimentaire chez les Septibranches.

Manteau et branchie des Céphalopodes (1). — Nous avons déjà vu la disposition générale du manteau et de la cavité palléale chez les Céphalopodes. Ces organes sont d'une constance absolue, nous n'y reviendrons pas ici.

Il nous reste seulement à étudier les branchies. Celles-ci sont au nombre de quatre chez le Nautile et de deux chez tous les autres types. Elles ont la forme d'une pyramide dont le sommet est antérieur. Chez le *Nautile*, elles sont attachées aux parois du

(1) Joubin, *Recherches sur l'anatomie et le développement de la branchie des Céphalopodes*, A. Z. E., 2e série., t. III, 1885. — *Appareil respiratoire du Nautile*, Revue biologique du Nord de la France, t. II, 1890.

corps par leur base seulement. Chez tous les autres, elles sont fixées au manteau sur toute la longueur de leur bord ventral. Chacune d'elles est formée par deux séries de lamelles fixées en alternant sur les côtés d'un support branchial, qui fait corps avec le manteau. Ce sont donc, comme dans tous les types primitifs, des branchies bipectinées. Les lamelles présentent des plis réguliers ou des ondulations qui augmentent notablement leur surface libre (fig. 388). Les vaisseaux sanguins se trouvent tous les

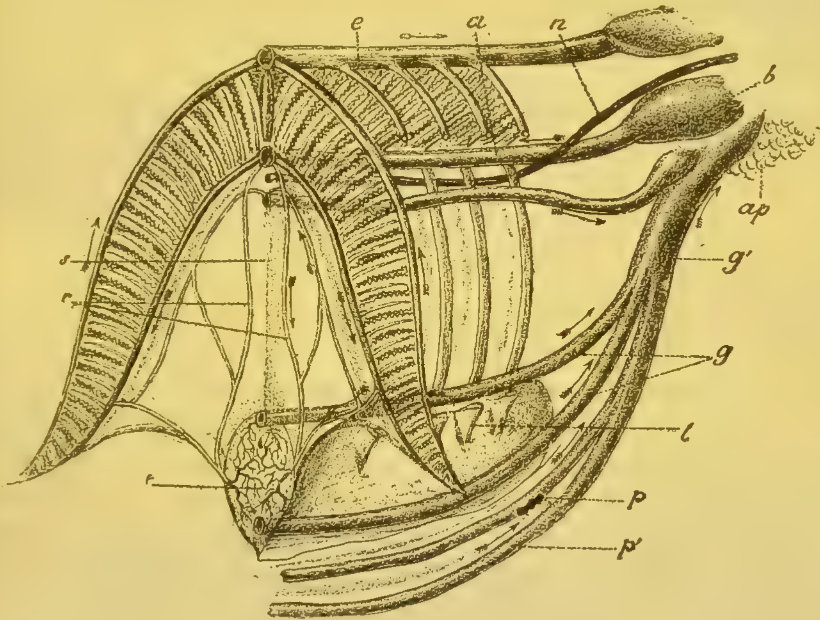


Fig. 388. — Schéma de la circulation dans la branchie de *Sepia officinalis*. La branchie a été coupée transversalement en avant d'un couple de lamelles branchiales; celles-ci sont vues de face; les lamelles postérieures, *l*, ont été coupées; la ligne d'attache de la branchie au manteau est dans la partie inférieure de la figure. — *a*, vaisseau afférent; *b*, portion basilaire renflée de ce vaisseau (cœur veineux); *ap*, appendices rénaux; *e*, vaisseau efférent; *g*, vaisseaux efférents de la glande branchiale; *p'*,*p*, veines palléales; *g'*, tronc collecteur des vaisseaux efférents de la branchie; *r*, vaisseau allant du vaisseau afférent à la glande; *t*, réseau vasculaire de la glande; *s*, lame médiane de la branchie; *n*, nerf branchial (Joubin).

deux sur le bord libre, sur la crête qui termine le support branchial; le vaisseau efférent (*e*) est superficiel, le vaisseau afférent (*a*) est au-dessous de lui. Ils envoient l'un et l'autre un vaisseau à chaque lamelle, le premier sur le bord externe, le second au bord interne, et les ramifications de ces vaisseaux communiquent par l'intermédiaire de lacunes creusées dans l'épaisseur de la lamelle. L'épithélium est dépourvu de *cils vibratiles*.

Réseau nourricier et glande de la branchie. — Un système de canaux spéciaux (*r*) sert à la nutrition de la branchie. Il court dans la base des lamelles branchiales et dans le support de ces lamelles. Chez les Décapodes,

ce réseau émane du vaisseau afférent de la branchie, il renferme donc du sang veineux; mais la branchie formée de minces lamelles reçoit directement l'oxygène nécessaire. Chez les Octopodes, la branchie est plus massive; la respiration ne s'effectuerait pas suffisamment; aussi le réseau nourricier émane-t-il du vaisseau efférent. Dans les deux cas, le sang qui a nourri la branchie, se rassemble dans un vaisseau qui le ramène dans le sinus veineux placé à la base de la branchie, d'où le sang revient au vaisseau afférent.

Dans ce sinus viennent aussi déboucher des *veines palléales* (*p*) servant à la nutrition du manteau, et deux gros vaisseaux (*g*) qui courent dans la région où le support branchial s'attache au manteau. Le développement de ces vaisseaux s'explique par la présence en ce point d'un volumineux organe glandulaire, décrit par Joubin, et qui sert sans aucun doute à la formation des globules du sang.

Organe de Spengel. — L'organe de Spengel a été signalé chez le Nautile, où il est représenté par deux papilles situées, de chaque côté, entre les bases des deux branchies.

§ 5. — *Appareil digestif.*

Dans les types tout à fait primitifs, les Amphineures, le tube digestif est droit, et ses deux extrémités, la bouche et l'anus, sont opposées l'une à l'autre. Ce dernier caractère est conservé chez les Lamellibranches, mais le tube digestif y décrit de nombreuses circonvolutions. Chez tous les autres, par suite de la torsion (*Gastéropodes*) ou de la flexion (*Scaphopodes*, *Céphalopodes*), l'anus est rapproché de la bouche, et le tube digestif prend cette forme d'U qui a tant frappé les zoologistes, et qu'on veut considérer souvent comme la forme typique chez les Mollusques.

L'anus est partout présent.

Appareil digestif des Amphineures. — Le tube digestif est droit chez les *Solénogastres*, mais il présente, chez les *Chitons*, plusieurs circonvolutions. On ne distingue nulle part de dilatation stomacale. La bouche aboutit dans un bulbe musculeux, inerme chez les *Neomenia*, présentant, chez tous les autres, une langue cornée avec des degrés de développement très variables suivant les genres : elle présente une seule rangée de dents chez le *Chætoderma*, plusieurs chez la *Proneomenia;* chez les *Chitons*, enfin, la radula est aussi développée que chez les Gastéropodes, avec plusieurs rangées transversales. Les glandes salivaires existent chez les *Chitons* et les *Proneomenia*. La portion moyenne de l'intestin reçoit les glandes gastriques, nombreuses dans les *Neomenia*, réduites à un volumineux cæcum postérieur dans les *Chætoderma*. Chez les Placophores, il en existe deux ramifiées et complexes. Le rectum aboutit à l'anus; il reçoit, chez les *Neomenia* et *Proneomenia*, les deux néphridies; il existe donc un cloaque.

Bouche des Gastéropodes, mufle, trompe. — La bouche des Gastéropodes est, en général, entourée de lèvres charnues au nombre de deux ou de trois, deux latérales et une supérieure. Elle est portée à l'extrémité d'un prolongement plus ou moins rétractile, qui est tantôt un mufle, tantôt une trompe. Le premier cas se rencontre principalement chez les herbivores, le second chez les carnivores.

Macdonald a employé ce caractère pour la classification des Gastéropodes, et Bouvier l'a repris comme caractère secondaire. Trois types peuvent être distingués :

1° Un mufle simple, contractile, mais nullement rétractile (*Pulmonés*, *Diotocardes*, tous les *Ténioglosses* herbivores) ;

2° Un mufle rétractile, susceptible de s'invaginer *entièrement*. A l'état de rétraction, le mufle est un tube intérieur qui s'ouvre en avant, entre les tentacules, et qui porte la bouche à son extrémité postérieure (*Capulidés, Strombidés, Chénopidés, Calyptréidés, Cypréidés, Naticidés*) ;

3° La trompe proprement dite, caractéristique de la plupart des Toxiglosses et des Ténioglosses carnivores (*Tritoniidés, Doliidés, Cassididés*). Elle se distingue des mufles par le fait qu'elle ne s'invagine jamais entièrement. A l'état de rétraction, l'extrémité antérieure porte un orifice qui ne représente pas la bouche. Sur ses bords, les téguments se réfléchissent en dedans pour former un tube cylindrique, la *gaine de la trompe*. Arrivés à une certaine distance, ils se réfléchissent une seconde fois en avant, forment un tube intérieur qui est la *trompe* proprement dite. Elle porte la bouche à son extrémité antérieure. C'est sur les bords de l'orifice buccal que vient s'attacher l'œsophage. Il constitue un troisième tube intérieur. Quand la trompe est dévaginée, il s'étend en ligne droite ; par conséquent, au repos, il doit se loger à l'intérieur du corps, et pour cela se recourber en forme de S.

En définitive, la trompe n'est, on le comprend, qu'une involution de la paroi du corps. Si la trompe se dévaginait complètement, il n'y aurait plus aucune courbure, et les téguments se continueraient directement jusqu'à l'orifice buccal, projeté très en avant. Mais cela n'arrive jamais, la gaine étant attachée en arrière par des rubans musculaires qui ne lui permettent que de se dévaginer partiellement.

Les *Ptéropodes Gymnosomes* ont aussi la partie antérieure du tube digestif protractile ; il existe souvent, dans ce groupe, des organes de préhension. Chez les *Clio*, la bouche est entourée de six tentacules coniques, couverts de papilles sensorielles. Chacune d'elles se compose d'une cellule sensorielle et d'une

glande unicellulaire, dont la sécrétion visqueuse sert à retenir les petits animaux qui servent de pâture. Chez le *Pneumodermon*, les cônes buccaux s'allongent en tentacules couverts de petites ventouses pédonculées, qui servent à la capture et au maintien de la proie. Dans quelques espèces (*Dexiobranchæa simplex*), les bras sont si courts que les ventouses semblent attachées directement à la trompe. Enfin, sur les côtés de celle-ci, se trouvent deux petites fossettes, dont le fond est garni de crochets recourbés. Leur rôle est sans doute aussi un rôle de préhension (Pelseneer).

Bulbe buccal. — Chez tous les Gastéropodes, la bouche conduit dans une cavité relativement large, la *cavité buccale* ou *pharynx*. Elle est entourée d'une paroi musculaire épaisse, et, si on fend les téguments de la partie antérieure du corps pour pénétrer dans la cavité générale, le premier organe qui frappe les regards est cette poche musculeuse, qui se présente sous la forme d'une masse charnue ovoïde, appelée le *bulbe buccal* (fig. 389 et pl. IV, P*h*).

Le bulbe buccal présente à considérer :

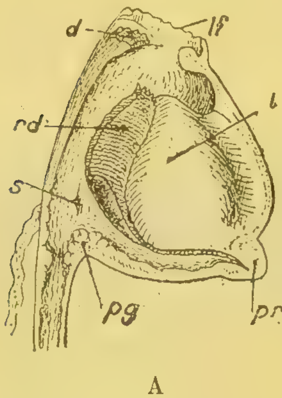




Fig. 389. — A, coupe du bulbe buccal d'*Helix pomatia*; *lf*, lèvre frangée; *d*, mâchoire ; *l*, bulbe odontophore; *rd*, radula ; *pr*, sac radiculaire; *s*, orifice des glandes salivaires; *pg*, entrée de l'œsophage. — B, la mâchoire isolée.

1° L'appareil masticateur et ses muscles;

2° Les glandes salivaires.

L'appareil masticateur se compose de deux sortes d'organes : les *mâchoires* et la *radula*.

Les *mâchoires* sont des plaques chitineuses dures, enchâssées dans les parois mêmes de l'orifice buccal. Il y en a généralement deux, placées latéralement (Prosobranches, Opisthobranches, Ptéropodes). Dans les Pulmonés d'eau douce, il s'y ajoute une mâchoire supérieure; celle-ci persiste seule dans les Pulmonés terrestres phytophages (fig. 389, B); elle disparaît à son tour chez les Pulmonés carnassiers (*Testacella*). Les Nérites seules ont une mâchoire inférieure. Les mouvements sont effectués par des muscles qui s'attachent aux deux extrémités de la plaque maxillaire. Agissent-ils ensemble, ils font saillir la plaque dans l'orifice buccal; séparément, ils occasionnent des mouvements de latéralité.

Radula. — La *radula* (fig. 389 A, *rd*) est un ruban chitineux, parfois fort long, qui est logé sur le plancher de la cavité buccale. Il est hérissé de dents disposées en rangées transversales toutes semblables; ce sont des organes extrêmement durs, grâce à la forte proportion de silice qu'ils renferment (Krukenberg).

La radula repose sur un renflement musculaire volumineux (*l*) dont la charpente est formée par une ou plusieurs paires de cartilages, les *odontophores;* en rapprochant ou en écartant ces derniers, les muscles peuvent occasionner la saillie ou le retrait de la radula. La radula se prolonge généralement en arrière du bulbe odontophore, dans un sac appelé le *sac radulaire*, qui fait saillie à la partie inférieure de la masse buccale (*pr*). Comme la radula elle-même, il est parfois fort long, et doit se replier sur lui-même pour se loger dans la cavité viscérale (*Patella*). La radula peut atteindre, chez certains Littorinidés, jusqu'à sept fois la longueur du corps (Quoy et Gaimard).

La radula est toujours en voie de croissance, de nouvelles rangées de dents se formant constamment en arrière, pour remplacer peu à peu les dents antérieures, qui s'usent par le frottement.

Le développement se fait, comme une formation cuticulaire, aux dépens de cellules spéciales, les *odontoblastes*, qui tapissent l'extrémité aveugle du sac radulaire. Chaque dent est constituée par deux couches de chitine : l'une produite par les cellules de la paroi ventrale, l'autre par les cellules de la paroi dorsale du sac. La lame mince cornée, qui les unit et établit la continuité de la radula (*lame infra-radulaire*), n'est due qu'aux cellules ventrales.

Les dents étant disposées par rangées identiques, il suffit de connaître une de ces rangées.

Formules radulaires. — La disposition des dents est assez variable chez les Gastéropodes. Elle a été employée par Troschel comme base de la classification, et, sans avoir l'importance que lui accordait cet auteur, elle peut être utilisée pour la définition des groupes secondaires.

Chaque rangée est divisible en deux moitiés symétriques.

On divise les dents en dents *médianes*, *intermédiaires* et *latérales*, et on les représente par des formules de trois ou cinq chiffres; celui du milieu indique le nombre des dents centrales, les deux voisins le nombre des dents intermédiaires, les deux extrêmes le nombre des dents latérales (1). Leur nombre est particulièrement

(1) Certaines formules indiquent les dimensions des dents. La formule du *Chiton marginatus* serait ainsi : [(3. **I.** 2). (**I.** 1). 1. (1. **I**). (2. **I.** 3)] × 74.

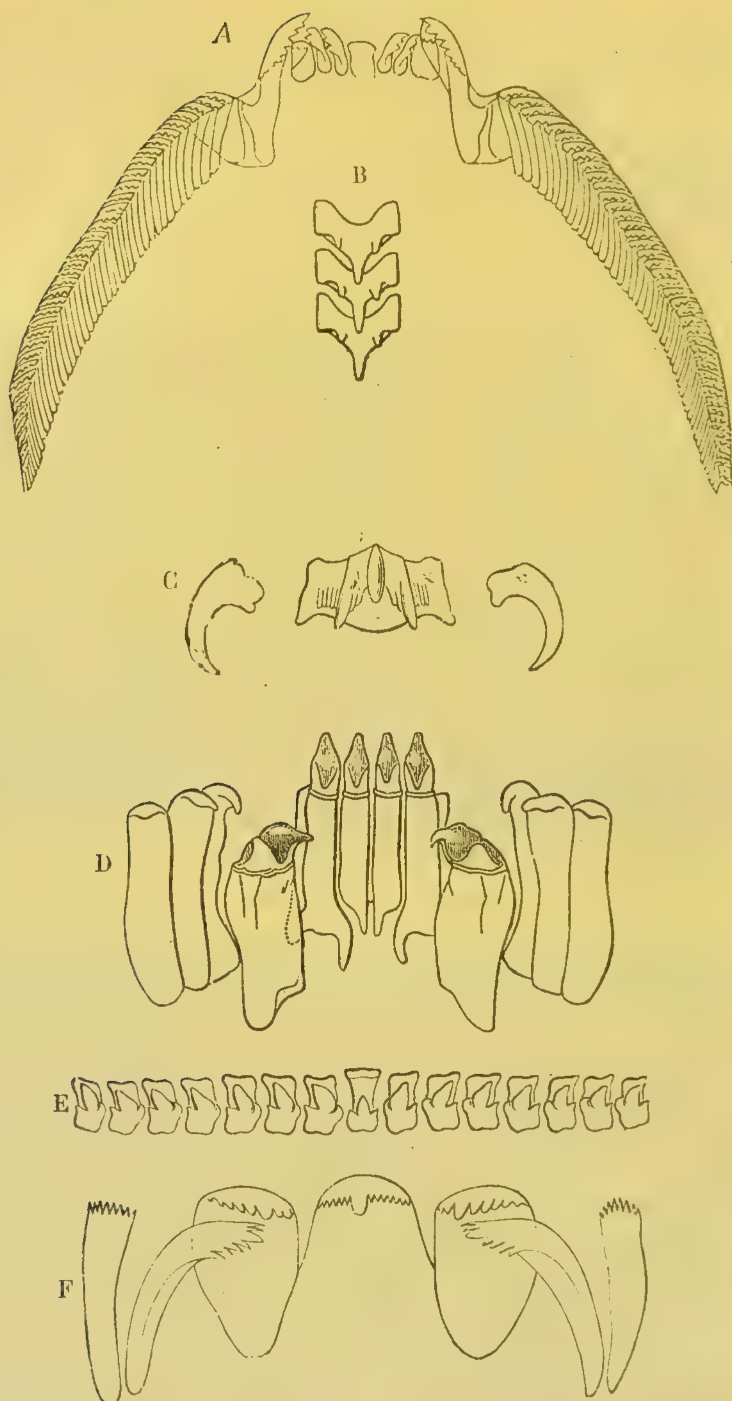


Fig. 390. — Radulas de Gastéropodes. — A, Rhipidoglosses (*Helicina*). — B, Rachiglosses (*Harpa*). — C, Rachiglosses (*Purpura*). — D, Docoglosses (*Patella*). — E, Pulmonés (*Ancylus fluviatilis*). — F, Ténioglosses (Troschel).

D'autres indiquent la forme des dents, en faisant suivre le nombre des dents d'une fraction dont le dénominateur indique le nombre de pointes de la dent. $\left(3\frac{1}{3}.2.0.2.3\frac{1}{3}\right)\times n$ est la formule de la *Patella vulgata*.

abondant chez les Pulmonés (fig. 390, E), dont la formule générale est : *n*.1.*n*. (1).

Les dents latérales sont presque semblables aux intermédiaires. Le nombre total peut dépasser trente mille.

Ces formules dentaires sont intéressantes à donner pour les Prosobranches, où elles interviennent dans la classification.

Müller et Troschel (2) reconnaissent sept formes principales dans la disposition des dents :

1° La forme *rhipidoglosse* (fig. 390 A), caractérisée par un grand nombre de dents marginales, étroites, serrées, en forme de crochets. Elle existe chez tous les Diotocardes. Ex. *Neritina fluviatilis : n*. 1. (3. 1. 3). 1. *n*;

2° La forme *docoglosse* (Hétérocardes) (fig. 390 D), où la radula, fort longue, porte des dents longues parallèles, comparables à des poutres;

3° La forme *ténioglosse* (fig. 390 F), dont la formule générale est 2. 1. 1. 1. 2;

4° La forme *rachiglosse* (1. 1. 1 ou 0. 1. 0) (fig. 390, B, C);

5° La forme *toxiglosse*, 1. 0. 1. Les deux dents de chaque rangée sont creuses et servent, dit-on, de conduits excréteurs à un venin sécrété par les glandes salivaires. Leur forme, en dard très aigu, y semble tout à fait appropriée ;

6° La forme *pténoglosse*, *n*. 0. *n*.

Certains types sont absolument dépourvus de dents, et n'ont que la lame infra-radulaire (*Doridopsis*, *Phyllidia*, *Tethys*, quelques *Terebra*).

Glandes salivaires. — Immédiatement en arrière du bulbe odontophore, viennent déboucher dans le pharynx les canaux des glandes salivaires. Elles manquent chez les *Ptéropodes* et les *Nudibranches*. Partout ailleurs, il y en a généralement une paire. Ce n'est qu'exceptionnellement qu'il en existe deux paires, et cela notamment dans les types supérieurs. Chez les Ténioglosses carnassiers (*Dolium*, *Cassidaria*) se montre déjà une tendance au dédoublement; la portion antérieure est acineuse, la postérieure tubuleuse. Chez les Pténoglosses (*Scalaria*, *Janthina*), et plusieurs Rachiglosses, les deux portions se sont séparées, et deux paires existent réellement. Bouvier a fait remarquer que la longueur des conduits salivaires augmente avec la spécialisation de l'individu. Chez les *Diotocardes*, les conduits sont courts et les glandes sont placées en avant du collier nerveux ; ils s'allongent chez les Ténioglosses et les Pulmonés et traversent le col-

(1) Ex. : *Zonites fuliginosus*. (55.6.1.6.55) × 85.

(2) *Das Gebiss der Schnechen*. Berlin, 1856-63 ; 1866-79.

lier pour arriver aux glandes placées en arrière. L'allongement persiste chez les Sténoglosses, mais par le développement de la trompe, les glandes sont ramenées au niveau du collier œsophagien. Bouvier a constaté dans ce dernier groupe la présence générale d'une *glande salivaire spéciale impaire.* Sa structure est assez singulière; l'épithélium est très réduit, tandis que la tunique musculaire est très puissante. Le rôle de cet organe est inconnu ; on croyait qu'il sécrétait le venin qui, chez les Cônes, sort par les dents de la radula; mais Bouvier a montré que cette fonction est remplie par les glandes salivaires ordinaires. Malard a retrouvé les rudiments de cette glande chez les Ténioglosses carnassiers, sons la forme d'une excavation de l'œsophage, qui se développe et s'individualise peu à peu.

Dans les *Dolium*, *Cassis*, *Tritonium*, où les glandes sont par exception sacculaires, la salive renferme de l'acide sulfurique, qui facilite la perforation des coquilles par les dents siliceuses de la radula (Troschel, de Maly, Panceri).

Œsophage, estomac. — L'œsophage, de dimensions fort variables, se dilate parfois en un jabot axial ou porte une poche latérale (*Buccin*, *Lymnée*, *Planorbe*). Il conduit directement à l'estomac.

Celui-ci forme en général la partie la plus postérieure du tube digestif; il est terminé en cæcum en arrière, et porte en avant les deux orifices de l'œsophage (*cardia*) et de l'intestin (*pylore*). C'est le point où débouchent les canaux du foie, et le lieu principal de la digestion. Mais, outre ce phénomène chimique, sur lequel nous reviendrons, il s'y produit également une action mécanique considérable, comme en fait preuve l'épaisse tunique musculaire qui le revêt souvent. Dans les Céphalopodes, c'est un véritable gésier. Chez les *Opisthobranches Tectibranches* (*Aplysia*, etc.), il s'effectue une division du travail. L'estomac se divise en trois ou quatre poches, d'aspect et de structure différents (pl. IV, E_1, E_2); les unes sont propres au travail chimique, les autres, musculaires, ont leurs parois couvertes de dents et de plaques chitineuses, qui continuent l'action triturante de la radula. Telles sont les grosses plaques calcaires du *Scaphander lignarius* (Vayssière), les pointes chitineuses des Aplysies. On retrouve ces plaques dans les *Ptéropodes Thécosomes;* elles disparaissent entièrement chez les *Gymnosomes.*

Fréquemment, près de l'orifice cardiaque, se montre un diverticule terminé en cæcum, atteignant chez les Rhipidoglosses de grandes dimensions et alors enroulé en spirale. Dans quelques cas (*Cyclostoma*, *Trochus*, *Strombus*, etc.), un stylet chitineux y est logé. Huxley a vu là l'indication du dispositif que nous allons

PLANCHE IV

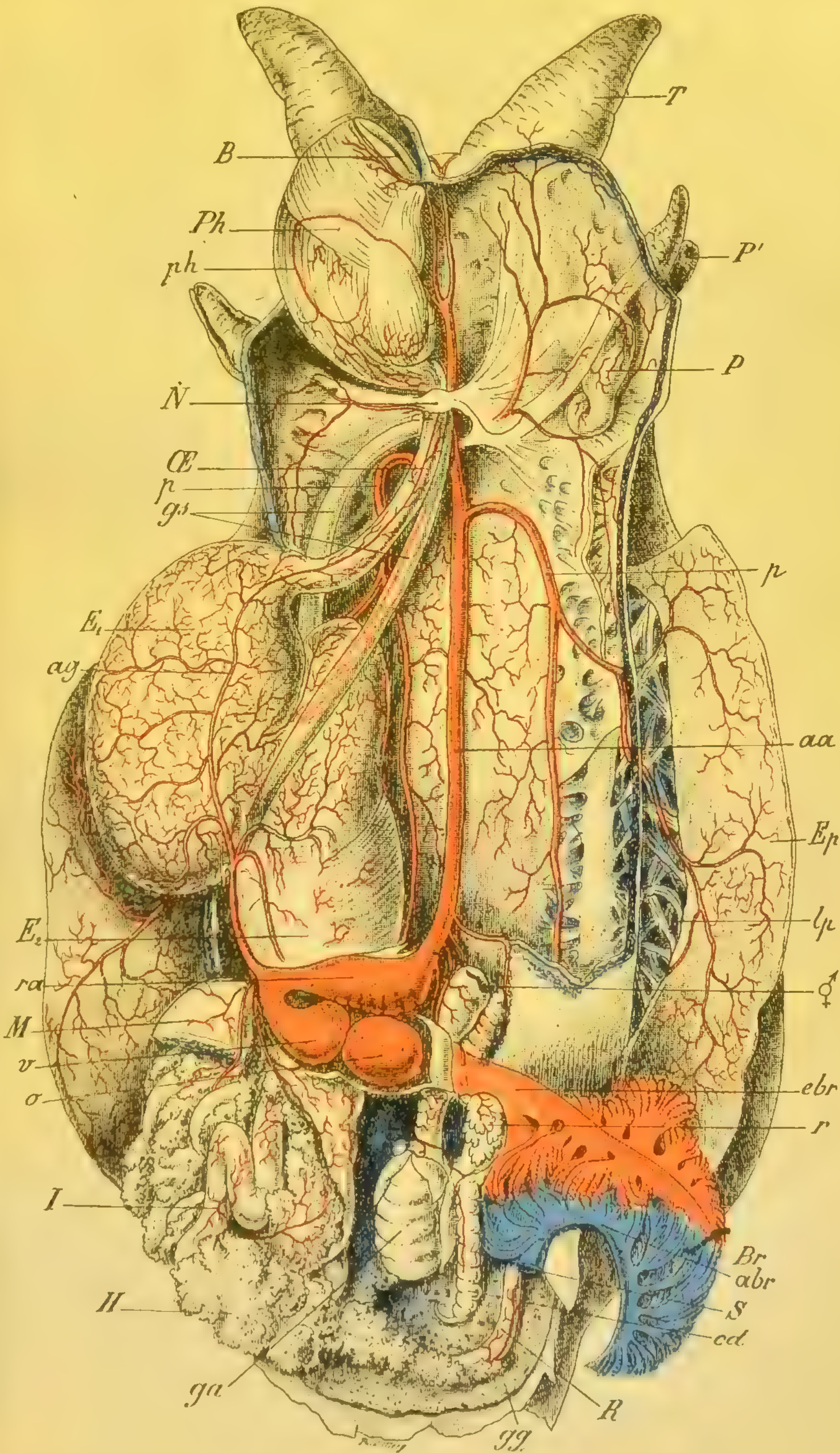
ANATOMIE DE L'*APLYSIA LEPORINA*.

PLANCHE IV

*ANATOMIE DE L'*APLYSIA LEPORINA.

Ep, parapodie droite (épipodium ?); **T**, tentacules; **M**, manteau; **B**, bouche; **Ph**, pharynx rejeté sur le côté; **Œ**, œsophage ; **gs**, glandes salivaires; $\mathbf{E}_1$, $\mathbf{E}_2$, poches de l'estomac; **I**, intestin ; **H**, glande gastrique (= hépato-pancréas = foie) ; **R**, rectum; **Br**, branchie; **abr**, vaisseau branchial afférent; **ebr**, vaisseau branchial efférent; **o**, oreillette ; **v**, ventricule (le cœur est à l'intérieur du péricarde qui a été ouvert); **aa**, aorte antérieure; **ra**, renflement à l'origine de l'aorte; **ag**, artère gastrique ; **p**, **p**, artères pédieuses ; **ph**, artère pharyngienne ; **S**, coupe du grand sinus abdominal, amenant le sang à la branchie ; **lp**, lacunes du pied; **r**, rein; **N**, ganglion cérébroïde; **gg**, glande génitale hermaphrodite ; **cd**, canal déférent ; **ga**, glande albuminipare; ⚥ orifice génital commun; **P**, pénis; **P′**, son orifice.

MILNE EDWARDS.



Paul Méry del.

J.-B. Baillière et fils.

Anatomie de l'*Aplysia leporina.*

trouver fréquemment chez les Lamellibranches. D'après de récentes recherches, ce serait réellement là une glande digestive à ferment, comme le montre l'action de l'acide osmique.

Glande gastrique. — Dans le fond de l'estomac, aboutissent les conduits de la glande gastrique, connue généralement sous le nom de *foie*, qui existe chez tous les Mollusques. Il offre, chez les *Nudibranches*, sans doute par suite d'une régression, sa structure la plus simple, comparable à celle que nous avons vue dans le *Chiton :* une série de cæcums simples ou ramifiés, présentant les dispositions les plus diverses, et assez analogues à ceux du tube digestif des Turbellariés, pour que de Quatrefages ait vu là un lieu de parenté. Les dernières ramifications pénètrent dans les appendices branchiaux qui recouvrent toute la surface dorsale. Elles s'y terminent en cæcum, ou même parfois, dit-on, s'y ouvrent à l'extérieur par un petit orifice.

Chez tous les autres Gastéropodes, le foie est une glande en grappe massive, volumineuse, d'un brun foncé ou verdâtre, occupant la plus grande partie du sac viscéral; il débouche dans l'estomac ou dans l'intestin par deux canaux excréteurs, correspondant à deux lobes principaux.

La structure histologique est assez complexe (1). La paroi des culs-de-sac glandulaires est toujours formée par une seule assise de cellules.

On peut distinguer trois sortes de ces éléments épithéliaux répandus dans les *acini* de la glande :

1° Les *cellules granulaires*, qui existent dans tous les groupes de Mollusques; elles renferment une vésicule dans laquelle nagent un nombre variable de granules colorés, réfringents, des globules de graisse et de substances albuminoïdes.

2° Les *cellules à ferments*, qui n'ont pas été trouvées dans le *Chiton*, la *Patelle*, la *Fissurelle* et les *Ptéropodes*. Elles ont la forme d'une massue et contiennent, avec des globules de graisse, une vésicule colorée, liquide, visqueuse ou semi-solide, sans granulation.

3° Enfin les *cellules calcaires*, qu'on ne retrouve pas chez les *Lamellibranches*, les *Ptéropodes* et les *Hétéropodes*. Elles sont grandes et de section triangulaire, leur sommet étant dirigé vers le centre de l'acinus. Elles renferment de nombreux granules formés de chaux combinée avec divers acides (phosphorique, carbonique, etc.).

La teneur du foie en sels calcaires varie avec les saisons : elle est chez l'*Helix*, en mai, de 20,24 p. 100; en septembre, de 25,72 p. 100. Elle diminue dans certains cas, notamment après une réparation de la coquille: elle descend à 16,99 p. 100 et même à 10,26 p. 100 après la formation de l'épiphragme qui contient 5,52 p. 100 de phosphate de chaux.

La sécrétion du foie est acide, elle renferme un ferment qui agit sur les substances amylacées et sur les albuminoïdes. Elle renferme de l'entérochlorophylle chez l'*H. pomatia* et quelques autres Mollusques, et de l'hématine dans beaucoup de Gastéropodes. Le foie renferme aussi constamment du glycogène. C'est donc en réalité un ptyalo-hépato-pancréas.

Intestin. — L'intestin va de l'estomac à l'anus, sans offrir de

(1) Barfurth, A. M. A., t. XXII. 1885. — Frenzel, *id.*, *ibid.*

modifications bien grandes. Il peut être droit, ou présenter des circonvolutions plus ou moins nombreuses (Patelle, etc.). Il traverse, chez les Diotocardes, le ventricule, caractère que nous retrouverons chez beaucoup de Lamellibranches. Il s'accole en général, dans sa partie terminale, au plafond de la cavité palléale, qu'il traverse d'un bout à l'autre sur le côté droit. Mais ce caractère n'est réalisé que si la cavité palléale est suffisamment développée.

Nous avons déjà parlé des diverses positions de l'anus. Ce n'est que très rarement qu'il débouche sur le milieu du corps (*Fissurelle*, *Doris*). Il est en général situé sur le côté droit. Sa position influe notablement sur la disposition du tube digestif. Assez souvent, lorsqu'il est rejeté en arrière, le tube digestif perd sa courbure en V, et revient à la forme droite signalée chez les Solénogastres (Hétéropodes, etc.).

Glandes anales. — Quelquefois se développent dans les parois mêmes du rectum des formations glandulaires connues sous le nom de glandes anales. Elles existent notamment chez le *Turbo*, chez la *Purpura*, etc. Il ne faut évidemment pas les confondre avec les glandes à mucus, comme cela a été fait quelquefois.

Le développement avec lequel nous avons étudié le tube digestif des Gastéropodes, nous dispensera d'insister sur cet appareil dans les autres classes.

Le tube digestif des Scaphopodes se rapproche beaucoup plus de celui des Gastéropodes que de celui des Acéphales, par sa masse buccale, contenant une radula et des mâchoires rudimentaires. Les parties sont les mêmes que chez les Gastéropodes : œsophage, estomac, recevant les deux lobes larges, volumineux du foie, intestin à nombreuses circonvolutions. L'anus est sur la ligne médiane ventrale, résultat de la flexion déjà indiquée.

Tube digestif des Lamellibranches. — La vie peu mobile des Lamellibranches a modifié dans de fortes proportions leur tube digestif. Ils doivent se contenter des particules ténues qui se trouvent mêlées au courant d'eau appelé dans la cavité palléale par le mouvement des cils vibratiles des branchies. A ce rôle s'associent deux paires de lobes membraneux, de forme triangulaire, et fortement ciliés, attachés aux commissures de la bouche. Ce sont les *palpes labiaux* (fig. 358), libres dans la cavité palléale et formant de chaque côté une gouttière qui aboutit à la bouche. C'est le chemin que les cils des palpes font suivre aux courants d'eau.

Comme tous les animaux fixés ou peu mobiles, les Lamellibranches, se nourrissant de particules ténues, toute espèce d'or-

gane masticateur est inutile; il n'en existe chez aucun Lamellibranche. La dilatation pharyngienne n'est même conservée que dans les formes ancestrales (*Nuculidés*). Partout ailleurs elle disparaît. Il n'y a pas de glandes salivaires. L'œsophage extrêmement court conduit à l'estomac, à parois très minces, et entouré par le foie qui y débouche par plusieurs orifices.

Près du pylore, s'ouvre un sac, parfois très long (*Pholas*, *Solen*, *Donax*, *Teredo*, etc.), terminé en cæcum. A son intérieur se trouve le *stylet cristallin*, cylindrique, hyalin, de consistance cartilagineuse. Il est très certainement de nature cuticulaire, car il est en continuité avec un revêtement général qui recouvre tout l'estomac. Cette formation n'existe pas encore chez les Nuculidés et les Solénomyidés. Elle a disparu par régression chez tous les *Monomyaires*, sauf chez l'*Anomia*. Assez souvent, le cæcum stomacal est accolé avec l'intestin, et communique avec lui. Il s'y confond chez l'*Unio*. Le rôle du stylet est un peu obscur. D'après Barrois, il serait rongé par les sucs stomacaux, et formerait un ciment gélatineux, qui engloberait les particules dures qui pourraient blesser l'intestin.

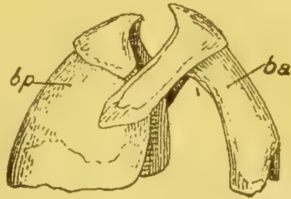


Fig. 391. — Mandibules d'*Octopus vulgaris*. — *ba*, mandibule ventrale ; *bp*, mandibule dorsale.

L'intestin présente en général de nombreuses circonvolutions. Ce fait ne souffre d'exception que chez *Anomia*, quelques *Arca*, chez les *Poromya* et *Cuspidaria*. Le rectum, après avoir traversé le cœur, aboutit toujours à la face dorsale du muscle postérieur. Comme la bouche est à la face ventrale du muscle antérieur, on peut considérer théoriquement le tube digestif des Lamellibranches comme suivant une ligne oblique, tangente intérieure aux deux muscles.

Tube digestif des Céphalopodes. — Les Céphalopodes ont le tube digestif plus différencié, et ils reviennent au type déjà décrit chez les Gastéropodes (fig. 392). La bouche s'ouvre au centre du cercle formé par les bras; elle est entourée d'un mince repli labial circulaire (*lf*), et laisse apercevoir deux puissantes mâchoires chitineuses, l'une dorsale, l'autre ventrale (fig. 391). Elles constituent un bec semblable à celui d'un Perroquet, mais la mâchoire ventrale est la plus saillante. Cet appareil est capable de percer le crâne des gros poissons et la carapace des Crustacés. Dans le bulbe buccal énorme, est logée une radula semblable à celle des Gastéropodes, et dont la formule est (3. 1. 3) $\times n$. Il existe le plus souvent deux paires de glandes salivaires (fig. 392, *gs* et *gi*), une seule dans certains cas (*Nautilus*, *Loligopsis*).

L'œsophage, qui peut se dilater en un jabot axial (*Nautilus*) ou latéral (*Octopus*, fig. 392, *jœs*), conduit à l'estomac, vaste poche à parois musculeuses, qui est plutôt un gésier (*est*), surtout dans le Nautile et le Poulpe. Puis vient l'intestin (*in*,*r*) qui se termine à l'anus (*a*). Il porte un cæcum, près de l'anus chez le Nautile, près du pylore chez les Dibranchiaux (*sp*). Ce cæcum fonctionne dans ce dernier cas comme réservoir hépatique; c'est en effet à son extrémité qu'aboutissent les deux canaux du foie (*cb*). Ce dernier est volumineux. Bourquelot (1) y a nettement démontré la présence de trois ferments : la thrypsine, la pepsine et la ptyaline. Attachés aux canaux biliaires, se trouvent des éléments glandulaires, que Vigelius a décrits sous le nom de *pancréas*. Cette glande est représentée aussi chez beaucoup d'Opisthobranches, où elle occupe la même situation. Tantôt (*Octopus*) elle est mélangée avec la masse même du foie (*pc*), dont elle ne se distingue que par sa couleur jaunâtre, et débouche dans une ampoule formée par les conduits biliaires; tantôt (Décapodes) le pancréas est constitué par des cæcums glandulaires attachés tout le long des conduits biliaires; très développés dans la *Seiche*, ils sont à peine visibles dans le *Calmar*, où ils sont plongés dans le tissu même de la paroi des canaux. La sécrétion de ce pancréas saccharifie l'amidon, ce qui le rendrait comparable aux glandes salivaires des Vertébrés.

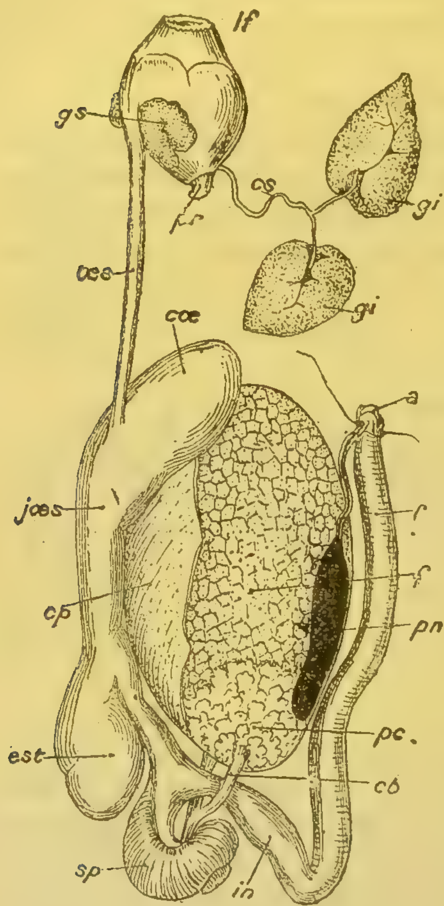


Fig. 392. — Tube digestif de l'*Octopus vulgaris*. — *lf*, lèvre frangée ; *pr*, sac radulaire ; *gs*, *gi*, glandes salivaires antérieures et postérieures ; *œs*, œsophage ; *jœs*, jabot ; *cœ*, son cæcum antérieur ; *est*, gésier ; *sp*, cæcum spiral ; *f*, foie ; *pc*, pancréas ; *cb*, conduits biliaires ; *r*, rectum ; *pn*, poche du noir ; *a*, anus (Girod).

Poche du noir (2). — Il existe chez tous les Céphalopodes

(1) A. Z. E., 2e série, t. III, 1885.
(2) Girod, A. Z. E., t. X, 1882.

Dibranchiaux une glande anale importante; c'est la glande de l'encre (*pn*). Elle sécrète un liquide noir qui se rassemble dans un réservoir. Quand l'animal est inquiété, il lance son encre, s'entourant ainsi d'un nuage opaque, à l'abri duquel il peut s'échapper et fuir.

§ 6. — *Appareil circulatoire.*

Caractères généraux. — L'appareil circulatoire des Mollusques peut, d'une manière générale, se caractériser par deux faits essentiels :

1° La présence d'un cœur *formé d'une ou de deux oreillettes et d'un ventricule.* Il reçoit directement le sang de la branchie, et ne renferme par suite que du sang oxygéné. Il est logé à l'intérieur d'une cavité avec laquelle il n'offre aucune communication, la *cavité péricardique*, sur la signification de laquelle nous aurons à nous expliquer ;

2° L'absence plus ou moins complète de capillaires. Les artères qui partent du cœur, après s'être ramifiées, laissent échapper le sang dans des lacunes interstitielles, courant entre les organes, les lobes du foie, etc. De ces lacunes, le sang se rend à la branchie d'où il retourne au cœur. Le schéma circulatoire est de la sorte fort simple.

Étude spéciale des lacunes et du tissu conjonctif. — Les lacunes sont développées chez tous les Mollusques et présentent à peu près partout les mêmes caractères. Il est donc possible de les étudier dans ces considérations générales. Nous avons déjà trouvé chez les Arthropodes des faits assez analogues, relativement à l'appareil circulatoire. Chez ces animaux, le système vasculaire défini est même moins développé, et, chez les Insectes surtout, les artères sont réduites à de courts tronçons.

Le système lacunaire des Mollusques a été bien plus étudié; il a fait le sujet de nombreux mémoires (1) et mérite de nous arrêter quelque temps. Il est fort difficile de donner une définition précise de ce qu'est une lacune. Les unes ont une large cavité, comme la cavité générale céphalopédieuse des Gastéropodes, les sinus des Céphalopodes, etc. Ce sont simplement les intervalles entre les organes. Les autres sont au contraire très petites, répandues dans l'épaisseur même des membranes, pénétrant tous les organes et imprégnant de liquide sanguin toutes les régions du corps.

L'absence de revêtement endothélial, qu'on a prise longtemps pour critérium, ne peut être admise comme telle. Il suffit, pour s'en convaincre, de remarquer que la cavité générale est tapissée d'endothélium.

Il semble qu'un vaisseau, au sens strict du mot, doive être caractérisé à la fois et par son endothélium et par sa tunique musculo-conjonctive, circonscrivant la lumière. Les lacunes, au contraire, sont des espaces plus ou moins larges, creusés dans la substance fondamentale du tissu conjonctif, et

(1) Flemming, *Uber Bindessubstanzen und Gefässwandung bei Mollusken*, Habilitationschrift, Rostock, 1871. — A. M. A. Id., t. XII et XIII, 1875-77. — Kollmann, Z. W. Z., t. XXVIII, 1875; A. M. A., t. XIII, 1877. — Brock, Z. W. Z., t. XXXVIII, 1883.

ne présentant pas de tunique musculaire spéciale. Les lacunes interorganiques sont faciles à mettre en lumière; il n'en est pas de même des lacunes creusées dans le tissu conjonctif; leur étude est fort difficile et n'est pas encore définitivement achevée.

Il faut, pour bien comprendre leur disposition, indiquer d'abord les caractères spéciaux du tissu conjonctif. Chez les Mollusques, le tissu conjonctif se compose: 1° d'éléments figurés; 2° d'une substance interstitielle; les diverses natures des cellules constituantes et les différentes propriétés de la substance interstitielle caractérisent les diverses variétés du tissu conjonctif.

On peut distinguer trois sortes de cellules conjonctives entre lesquelles existent des intermédiaires :

1° Des *cellules étoilées*, petites, à prolongements ramifiés et irrégulièrement anastomosés en un lacis compliqué; ce sont les éléments les plus constants;

2° Des *éléments fibrillaires*, nettement cellulaires, parfois très ramifiés, à fibrilles longues et raides; on les a souvent pris pour des fibres musculaires;

3° Des *cellules plasmatiques*.

Ces derniers éléments (fig. 384, *pl*) sont particulièrement abondants dans le tissu lacunaire. On en distingue plusieurs variétés (cellules de Langer, cellules de Leydig, etc.). Toutes sont volumineuses, isolées les unes des autres; même quand elles sont étoilées, leurs prolongements ne s'unissent pas; leur noyau petit, périphérique, est entouré d'une faible quantité de protoplasma qui est en continuité avec un réseau caractéristique des cellules vacuolaires. La majeure partie de la cellule est en effet occupée par une vacuole remplie de mucus.

C'est à cette sorte de cellules que se rattachent les cellules à concrétions calcaires, qu'on trouve chez beaucoup de Pulmonés et chez quelques Prosobranches.

L'abondance et la disposition de la substance interstitielle dans laquelle sont noyées ces cellules, permettent de distinguer plusieurs variétés de tissu conjonctif :

1° Le *tissu lamineux*, formant principalement les membranes (péricarde, paroi de l'abdomen, etc.), et dont les éléments essentiels sont des fibres très longues, aplaties et manifestement orientées. On y rencontre aussi des cellules étoilées, mais jamais de cellules vésiculaires.

2° Le *tissu de soutien* ou *tissu cartilagineux*, caractérisé par la consistance cartilagineuse de la substance fondamentale. Ce sont tantôt de véritables cartilages à cellules ramifiées (cartilages céphaliques des Céphalopodes), tantôt des tissus formés de cellules vésiculaires cubiques, associées par deux, quatre ou huit dans des capsules cartilagineuses à parois très minces (cartilages labiaux des Gastéropodes). On a quelquefois donné le nom de tissu cartilagineux à des membranes rigides qui sont de simples épaississements de substance fondamentale sans cellules interposées (support des branchies bipectinées); ce ne sont évidemment pas des tissus.

3° Le *tissu compact*, à substance fondamentale très abondante et à éléments clairsemés (tentacules, etc.).

4° Le *tissu vésiculeux* (fig. 384 A). Ce dernier nous intéresse particulièrement, car c'est dans son épaisseur que sont creusées en plus grand nombre les lacunes. Il est facile à reconnaître par l'abondance des cellules plasmatiques (*pl*) et la rareté de la substance interstitielle. Celle-ci y est creusée de cavités irrégulières communiquant entre elles. Les unes sont larges, béantes, assez régulières pour pouvoir être prises pour de véritables veines; les autres sont virtuelles et ne se voient que quand on pousse les injections avec un effort considérable. Le sang circule de la sorte dans les trabécules de substance interstitielle, qui sépare les cellules vésiculaires.

On trouve des lacunes analogues dans le tissu compact.

Le tissu vésiculaire est très répandu dans le manteau, dans le pied, etc. Dans ce dernier organe il constitue le tissu érectile, grâce auquel le pied

peut s'étendre au dehors de la coquille. Ce phénomène est dû à l'afflux du sang. Ce liquide pénètre en quelque sorte complètement le tissu érectile; non seulement il circule dans les lacunes largement ouvertes, mais il remplit le système de tubes qui traversent les trabécules interstitiels, et la masse du tissu tout entier, ainsi fortement injectée, augmente notablement de volume et de consistance. C'est le phénomène de la *turgescence*.

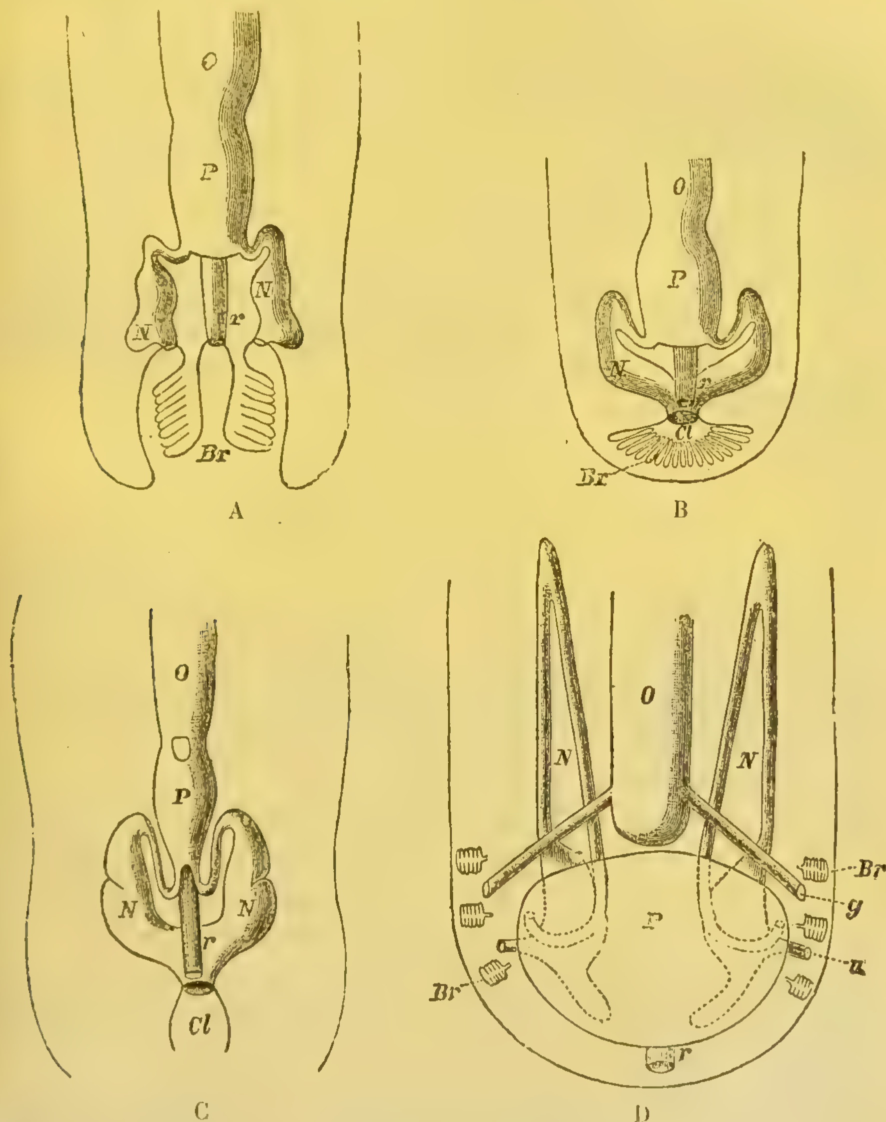


Fig. 393. — Diagrammes des organes génitaux et excréteurs des AMPHINEURES : — A, *Chætoderma* (d'après HENSEN) ; — B, *Neomenia carinata;* — C, *Proneomenia ;* — D, *Chiton* (d'après (SEDGWICK) : — *O*, glande génitale; *P*, péricarde; N, rein; *r*, rectum; *Br*, branchies; *Cl*, cloaque; *g*, orifice génital; *u*, orifice des reins (emprunté à HUBRECHT).

Entrons maintenant dans l'étude de l'appareil circulatoire de chacune des classes de Mollusques. Cette étude va nous conduire, chemin faisant, à l'exposé des considérations morphologiques relatives à la cavité générale des Mollusques. Le péricarde n'est,

en effet, qu'une dépendance de celle-ci, comme nous le démontrera l'anatomie comparée. Toutes ces questions se rattachent donc si intimement les unes aux autres, qu'on ne saurait séparer leur étude.

Circulation des Amphineures. — Le cœur des Amphineures est toujours placé à la partie postérieure du corps, sur la ligne médiane (fig. 393, dans *P*). Chez les *Solénogastres*, il semble se composer uniquement d'un ventricule; chez les *Chitons* apparaissent les deux oreillettes latérales, qui vont se retrouver dans tous les Mollusques qui ont conservé la symétrie première. Le ventricule donne toujours naissance à une seule aorte, dirigée vers la partie antérieure.

Le cœur est toujours situé dans une cavité plus ou moins vaste, la *cavité péricardique* (*P*). Elle est close et indépendante chez les *Chitons* (fig. 393, D). Mais dans les *Solénogastres*, qui représentent les formes les plus primitives, elle est en continuité absolue avec une autre cavité (*O*), où se développent les organes génitaux. Cet ensemble communique avec l'extérieur par une paire de canaux (fig. 393, *N*), sur les parois desquels se développe un massif glandulaire, qui fonctionne comme organe urinaire.

Les homologies avec la disposition rencontrée chez les Annélides est de toute évidence. La cavité générale où sont contenus les vaisseaux contractiles et sur les parois de laquelle se développent les éléments sexuels, est ici nettement représentée par l'ensemble des deux cavités génitale et péricardique. Les deux canaux représentent une paire d'organes segmentaires.

Chez les *Proneomenia* (C), les deux cavités commencent à s'individualiser; mais elles sont encore en communication tout à fait nette; chez les *Chitons* (D) la séparation est complète; le péricarde communique encore au dehors par les néphridies, et deux nouveaux canaux mettent la cavité génitale en rapport avec l'extérieur et servent de conduits génitaux. Nous sommes donc en droit de considérer le péricarde et la cavité génitale comme les représentants du cœlome.

Circulation des gastéropodes (Pl. IV). — L'appareil circulatoire se simplifie chez les Gastéropodes. Le cœur, toujours dorsal et artériel, est quelquefois situé sur la ligne médiane (*Fissurelle*, *Doris*); mais plus généralement il est rejeté sur le côté droit, dans le voisinage de l'appareil respiratoire.

Il est constamment plongé dans une cavité, la cavité péricardique, aux parois de laquelle il n'est rattaché que par les vaisseaux qui en partent, mais qui ne contient jamais de sang, et ne communique en rien avec la cavité même du cœur.

Le péricarde communique avec le rein et par là avec l'extérieur.

Le cœur se compose toujours d'un ventricule (*v*), donnant naissance à une ou deux aortes (*Diotocardes*). Ce ventricule communique avec une ou deux oreillettes.

Cette dernière disposition est primitive ; on la trouve réalisée chez tous les Diotocardes (*Fissurella*, *Haliotis*, *Turbo*, *Trochus*). Nous la retrouverons aussi chez les Lamellibranches.

Chez tous ces animaux le ventricule est traversé par le rectum.

Le nombre des oreillettes n'est pas toujours en rapport avec celui des branchies. Car chez les *Turbo* et les *Trochus*, où l'une des branchies a disparu, les deux oreillettes persistent. Néanmoins l'oreillette droite, correspondant à la branchie disparue, diminue de plus en plus, et chez les Néritidés, elle se réduit à un petit mamelon assez difficile à voir. Cela nous conduit au cas le plus général. Chez tous les autres Gastropodes, *Monotocardes*, *Pulmonés*, *Opisthobranches*, *Ptéropodes*, il n'existe qu'une oreillette, et le cœur cesse d'être traversé par le rectum.

La position du cœur par rapport à la branchie, ou, ce qui revient au même, la position du ventricule par rapport à l'oreillette a été employée pour établir deux des grandes divisions des Gastéropodes. Chez les *Prosobranches*, la branchie est en avant du cœur, et l'oreillette en avant du ventricule (fig. 397, E, *o*, *v*) ; chez les *Opisthobranches*, elle est en arrière (Pl. IV, *o*, *v*).

La disposition primitive des Amphineures est conservée dans l'immense majorité des Gastéropodes. Une seule aorte (*a a*) sort du ventricule. Bien que, par suite de la torsion qui a amené le cœur en avant, l'aorte soit parfois (*Prosobranches*, *Pulmonés*) dirigée en arrière, elle doit morphologiquement être considérée comme une aorte antérieure, et comparée à l'aorte antérieure des Lamellibranches. Elle se bifurque presque immédiatement, dans ces types à aorte postérieure, en une artère antérieure destinée à la tête et au pied et en une artère postérieure destinée aux viscères.

Chez les Diotocardes, une aorte antérieure (morphologiquement postérieure), sort du ventricule pour se rendre aux viscères antérieurs. Ce fait rappelle ce que nous retrouverons chez le plus grand nombre des Lamellibranches.

Les artères se ramifient et se divisent en artérioles de plus en plus petites, tapissées d'endothélium, et qui ont été particulièrement étudiées chez les Pulmonés et les Natices (1). Ce sont à la fin de véritables capillaires artériels.

(1) Nalepa, S. B. Akad. Wien, 1883.

Dégradation du système veineux. — Ces capillaires ne se continuent pas par des capillaires veineux. Le sang qu'ils renferment se déverse dans de vastes sinus (*vaisseaux intermédiaires*), qui se continuent enfin par le système veineux proprement dit.

Ce dernier est fort dégradé; il est presque entièrement formé par des lacunes plus ou moins bien endiguées, mais dépourvues de parois propres différenciées.

Il n'existe en général pas une seule veine dans le sens précis du mot, pas plus dans les genres pourvus de branchies, que dans ceux qui en sont dépourvus.

Cette dégradation se manifeste même dans quelques cas pour certaines parties de l'appareil artériel. C'est ainsi que chez l'*Haliotis* et la *Patelle*, l'aorte débouche dans un vaste sinus céphalique, où baignent la radula et le pharynx, et qui donne naissance à d'autres artères.

Mais c'est surtout chez les Æolidiens que l'appareil circulatoire est le plus réduit. Il existe comme une sorte de balancement entre le développement de l'appareil vasculaire et celui du tube digestif. Il semble que les substances assimilables, répandues par les cæcums gastriques dans tout le corps, n'aient plus besoins de veines pour les transporter aux divers organes. C'est ce que de Quatrefages, qui a le premier mis ce fait en lumière, a désigné sous le nom de *phlébentérisme*.

Glande péricardique (1). — Un revêtement de cellules glandulaires se trouve constamment dans certaines régions de la cavité péricardique des Gastéropodes.

J'ai pu montrer que, dans le groupe des Prosobranches, comme dans celui des Acéphales, étudié par Grobben, la glande péricardique peut appartenir à deux types différents.

Chez les *Diotocardes*, et, parmi les Monotocardes, chez la *Valvée*, elle est développée sur les parois mêmes de l'oreillette, et peut atteindre une puissance considérable. Elle est bien moindre chez les *Monotocardes*, où elle dépend au contraire de la paroi du péricarde.

Les produits de cette glande tombent dans la cavité péricardique, puis s'échappent par le canal réno-péricardique dans le rein, d'où ils se rendent à l'extérieur.

Péricarde; sa signification morphologique. — La signification de la cavité péricardique ne doit plus nous embarrasser après les données que nous ont fournies les Amphineures.

C'est, comme dans le Chiton, un reste du cœlome, qui est en

(1) Grobben, Arb. Wien, t. VII, 1888. — R. Perrier, A. S. N., 7e série, t. VIII, 1889.

communication avec l'extérieur par les néphridies. Le cœlome est morphologiquement complété par la cavité génitale. Chez les Prosobranches inférieurs (*Fissurella*, *Haliotis*, etc.), les produits génitaux sont encore expulsés par le rein, qui établit ainsi la continuité entre les deux parties du cœlome primitif. Il n'en est plus de même dans les autres Gastéropodes, où la glande génitale s'est entièrement individualisée.

A ce point de vue, on a pu dire que les Gastéropodes — et avec eux tous les Mollusques, — étaient formés d'au moins deux segments : l'un d'eux aurait pour cœlome la cavité générale céphalopédieuse, l'autre l'ensemble du péricarde et de la cavité génitale.

Il importe d'insister sur le fait que la cavité péricardique n'a rien à faire avec l'appareil circulatoire; aucun vaisseau ne s'y ouvre, et c'est tout à fait à tort qu'on l'a appelée *sinus* péricardique. Le sang n'y pénètre jamais et il n'est en aucune façon, comme on l'a cru, le siège d'un mélange quelconque entre le sang et l'eau venue de l'extérieur par le rein.

Cette question du mélange de l'eau de mer avec le sang des Mollusques a été et est encore très vivement débattue. Il faut abandonner complètement l'idée que ce mélange puisse avoir lieu soit dans le péricarde, soit dans le rein. La seule hypothèse qui puisse être discutée est la pénétration d'eau de mer dans le système vasculaire par des orifices variables contenus dans le pied. L'afflux de sang en certains points du corps permet d'expliquer suffisamment, comme nous l'avons vu plus haut, le gonflement du pied dans un grand nombre de cas; mais cette explication paraît difficilement suffisante dans certains cas particuliers, dans la Natice par exemple, où le corps peut au moins tripler de volume. Dans le cas de la Natice, il est d'ailleurs bien prouvé qu'il existe dans le pied un système de canaux communiquant avec l'extérieur. Mais il est difficile de savoir d'une façon précise si ces canaux sont en relation avec l'appareil vasculaire. D'après Schiemenz, l'appareil aquifère et l'appareil vasculaire seraient complètement indépendants, et l'eau ne pénétrerait nullement dans le sang. Cette hypothèse nous paraît la plus plausible. Nous renvoyons d'ailleurs aux mémoires de Schiemenz pour plus approfondir la question (1).

Appareil circulatoire des Scaphopodes. — L'appareil circulatoire des Scaphopodes présente une dégradation extrême ; on n'y reconnaît aucune espèce de vaisseau; le cœur même est absent. Le cœlome, qui renferme un liquide contenant des corpuscules amiboïdes, en tient uniquement lieu. Il n'est donc pas possible de parler, pour les Scaphopodes, d'appareil circulatoire proprement dit.

De Lacaze-Duthiers a décrit une communication entre l'appareil vasculaire et l'extérieur. Cette communication a été revue par

(1) Schiemenz, M. S. Neapel, t. VI et IX, 1884, 1887.

Plate et Fol. Elle doit être interprétée un peu différemment. Elle représente l'orifice externe du cœlome. Au lieu de déboucher comme d'habitude dans le rein, il s'ouvre directement à l'extérieur. C'est un fait qui se retrouve dans le Nautile (1).

Appareil circulatoire des Lamellibranches, cœur. — L'appareil circulatoire des Lamellibranches se déduit facilement de la disposition présentée par les *Gastéropodes Diotocardes;* il se ramène donc au type général des Mollusques.

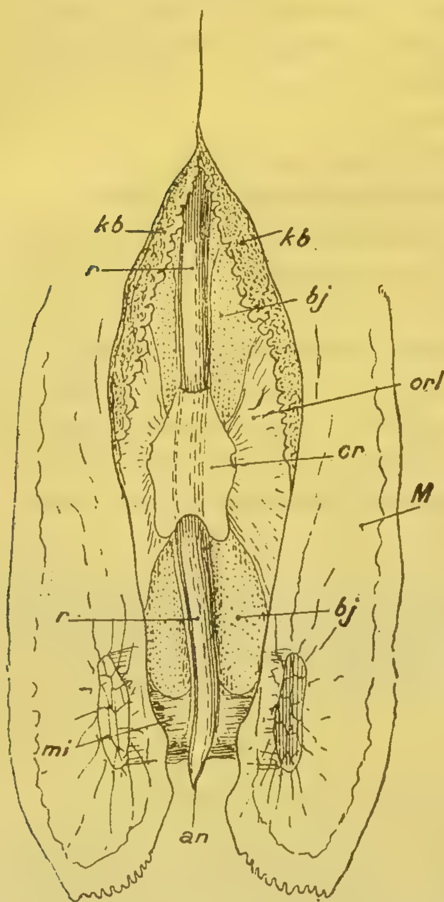


Fig. 394. — Vue de la région dorsale d'une Anodonte, dont les téguments ont été fendus sur la ligne médiane : — *an*, anus ; *mi*, muscle adducteur postérieur ; *M*, manteau ; *cr*, cœur traversé par le rectum, *r*; *orl*, oreillette ; *kb*, glande péricardique (organe de Keber) ; *bj*, reins (corps de Bojanus) (Girod).

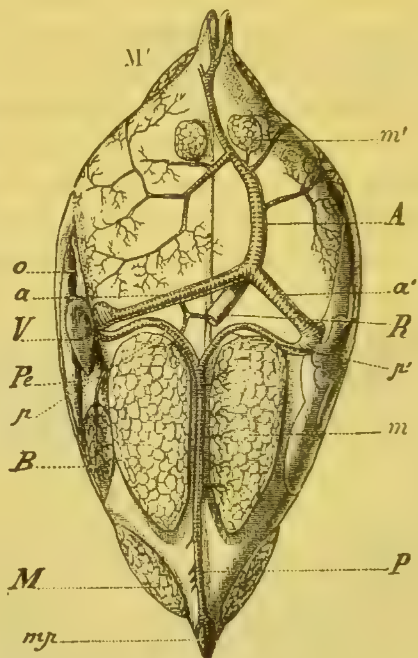


Fig. 395. — Face dorsale de l'*Arca Noe*, L, montrant les deux cœurs. — *O*, oreillette ; *V*, ventricule ; *Pe*, péricarde ; *a,a'*, aortes antérieures droite et gauche, se réunissant en une aorte commune antérieure *A* ; *p, p'*, aortes postérieures, se réunissant de même en une aorte commune postérieure *P* ; *B*, rein ; *R*, rectum ; M, muscle adducteur postérieur ; M', m. adducteur antérieur ; *m*, m. rétracteur postérieur ; *m'*, m. rétracteur ant. (Menegaux).

Le cœur est toujours placé sur la ligne médiane dorsale, au-

(1) Voir Fol, *loc. cit.* et Plate, A. Z., t. XI, p. 509.

dessous de la charnière. Il est logé (sauf dans le cas de l'*Anomia*, sur lequel nous reviendrons) dans une cavité péricardique, dont il est d'ailleurs absolument indépendant, aucune communication n'existant entre les deux cavités.

Le cœur se compose toujours d'un ventricule musculaire et de deux oreillettes, placées à droite et à gauche, en général un peu en arrière (fig. 394). Il est toujours en connexion avec le rectum, mais la nature de cette connexion varie. Dans les types primitifs, le cœur est simplement placé au côté dorsal du rectum, comme cela a également lieu chez les Amphineures, et comme nous allons le retrouver chez les Céphalopodes. Le cœur est appliqué contre le rectum, qui se loge dans une gouttière creusée à sa face ventrale. Cette conformation s'exagère chez l'*Arca*, par suite de l'écartement des branchies et des oreillettes sur le côté. Chez l'*Arca Noe* (fig. 395), cet écartement est poussé à l'extrême, par suite de la grande largeur du corps, et le ventricule se divise en deux parties (*V*), écartées l'une de l'autre, disposition connue depuis longtemps, et parfois regardée à tort comme primitive.

Dans les Lamellibranches plus spécialisés, le cœur tend à devenir ventral. Ce phénomène est amené, suivant Pelseneer, par la tendance du muscle postérieur à se déplacer pour se rapprocher du centre de figure des valves, comme Jackson l'a effectivement constaté sur l'Huître. Dans ce déplacement, qui le rend plus ventral, il entraîne les branchies, celles-ci entraînent à leur tour les oreillettes et le ventricule (1). Les deux moitiés de ce dernier se réunissent ventralement, et finissent par embrasser le rectum, qui *traverse de part en part le ventricule du cœur*. C'est la disposition que présente l'immense majorité des Lamellibranches (fig. 394, *cr*). Elle s'exagère encore chez beaucoup de Monomyaires, où la descente du muscle est encore plus complète. Chez la *Pinna*, la portion dorsale du ventricule se réduit à un simple anneau, placé en avant; presque tout le ventricule est ventral.

Il l'est entièrement chez *Avicula* et *Perna;* le cœur n'est plus traversé par le rectum, mais est accolé encore à son côté ventral. Enfin chez *Meleagrina* et *Ostrea*, au moins à l'état adulte, le cœur, tout à fait ventral, n'a plus de rapport avec le rectum.

Système artériel. — Normalement, il part deux aortes du

(1) Cette explication semble plausible pour les Lamellibranches; mais elle ne rend pas compte de la disposition semblable que présentent les Rhipidoglosses. Ces derniers sont trop voisins des Lamellibranches pour qu'il y ait là un simple phénomène de convergence; ce caractère remarquable du cœur traversé par le rectum a dû bien certainement son origine à la même cause dans les deux groupes. Cette cause est donc encore à trouver.

ventricule : l'une en avant, la plus volumineuse, est toujours séparée du cœur par une valvule ; elle donne du sang au muscle antérieur, aux viscères, au pied et à ses muscles rétracteurs. L'artère pédieuse est particulièrement volumineuse, et irrigue de ses rameaux secondaires les palpes labiaux et la partie antérieure du manteau.

L'aorte postérieure est destinée au rectum et au muscle postérieur. Elle irrigue aussi la portion postérieure du manteau et les siphons, s'ils existent, par deux branches circumpalléales, qui vont s'anastomoser, en suivant le bord du manteau, avec celles qui naissent de l'aorte antérieure.

Cette aorte postérieure n'est pas constante. Elle manque notamment chez les types primitifs (*Nucula*, *Solenomya*), et ne semble par suite pas devoir être considérée comme primitive. Le cœur réduit à son aorte antérieure prend alors la disposition des Amphineures ; le rôle de l'aorte postérieure est dans ce cas rempli par une branche de l'aorte antérieure, l'artère récurrente. Elle existe chez tous les Lamellibranches et suffit lorsque la portion postérieure est peu développée (*Anomia*, *Mytilus*, *Lithodomus*). Dans le cas contraire, une aorte postérieure se développe pour l'aider.

La duplicité du cœur chez l'Arche n'entraîne pas de grandes modifications dans l'appareil circulatoire. Chacun des cœurs donne une seule aorte, qui se divise bientôt en une artère antérieure (a, a') et une postérieure (p, p'). Les deux branches antérieures se réunissent sur la ligne médiane (A) ; il en est de même des deux postérieures (P), et il se constitue deux vaisseaux médians qui représentent les deux aortes des Lamellibranches typiques.

Système veineux. — Des artères, le sang passe dans les voies de retour, qui sont d'une variabilité extrême, même dans les individus d'une même espèce. Ces voies veineuses sont toujours très peu nettes, et, en la plupart des points, simplement lacunaires. Dans les Asiphonés (*Arca*, *Avicula*, *Pecten*), on trouve cependant des veines bien endiguées. Deux gros sinus, l'un venant du pied, l'autre médian, sous-péricardique, venant des viscères, amènent le sang dans les vaisseaux afférents du rein. Le sang subit dans cet organe la dépuration urinaire, et va de là aux branchies, d'où il revient au cœur.

Péricarde et glande péricardique. — Loin d'être un groupe primordial, comme on l'a considéré longtemps, le groupe des Acéphales est un groupe terminal, qui a à la vérité conservé un certain nombre de caractères primitifs, mais dont on doit rechercher les ancêtres dans d'autres classes de Mollusques, et particulièrement parmi les Protogastéropodes. C'est en raison

de ce fait que l'on ne retrouve chez aucun Acéphale la disposition originelle de la cavité cœlomique que nous avons pu décrire chez les Amphineures et les Gastéropodes primitifs. On ne retrouve plus que ses deux représentants dérivés, le péricarde d'une part, la cavité génitale de l'autre. Par suite de la réduction de la partie céphalique, le cœlome du premier segment lui-même est fort réduit, et on peut dire qu'il n'existe plus chez les Acéphales de cavité générale proprement dite.

Un fait montre bien l'indépendance, jusqu'ici constamment méconnue, du cœur et de la cavité péricardique. Suivant de Lacaze-Duthiers, cette dernière manque dans l'Anomie. Pelseneer l'a retrouvée dans le voisinage des reins avec lequel elle communique ; c'est donc, comme il fallait s'y attendre, avec ces organes que le péricarde est en connexion primitive.

La cavité péricardique présente en effet toujours deux entonnoirs, qui s'ouvrent chacun dans une des poches rénales, en général tout près de son orifice externe. Elle est tapissée par un endothélium continu qui s'étend aussi bien sur le sac péricardique que sur le cœur lui-même. Les cellules endothéliales peuvent devenir glandulaires en certaines régions ; leur ensemble constitue alors la *glande péricardique*.

Grobben (1) distingue dans la disposition de la glande péricardique deux types dont le parallélisme avec les Gastéropodes est particulièrement net.

Dans une première série de Lamellibranches (*Arca*, *Mytilus*, *Pecten*, *Ostrea*), elle est formée de lobes glandulaires développés sur l'oreillette ou même sur le ventricule. C'est le type ancien.

Dans une autre série (*Unio*, *Venus*, *Scrobicularia*, *Cardium*, etc.), c'est sur la paroi péricardique elle-même que se développe la glande. Il se constitue des culs-de-sac (fig. 394, *kb*) débouchant dans le péricarde et pénétrant dans l'épaisseur du manteau. Ce massif glandulaire prend quelquefois des proportions très grandes, et grâce aux concrétions que renferment les cellules glandulaires, il apparaît nettement par transparence à travers les téguments sus-jacents. Chez l'Anodonte notamment (fig. 394), il forme une traînée d'un brun rougeâtre s'étendant tout le long des deux gouttières palléales d'un muscle à l'autre. C'est l'*organe rouge brun* ou *organe de Keber* (*kb*).

Appareil circulatoire des Céphalopodes. — L'appareil circulatoire des Céphalopodes se rattache nettement au type normal primitif, bien qu'il soit un peu plus compliqué que dans les autres classes. Notamment en ce qui concerne les connexions de la cavité générale, et ses rapports avec l'appareil circulatoire central, ce sont les Mollusques qui ont le mieux conservé les dispositions primitives observées chez les Amphineures.

Le *cœur* (fig. 396, *p*) est situé à l'extrémité postérieure du corps. Il se compose de deux longues oreillettes fusiformes (*u*) recevant le

(1) Arb. Wien., t. VII, 1888.

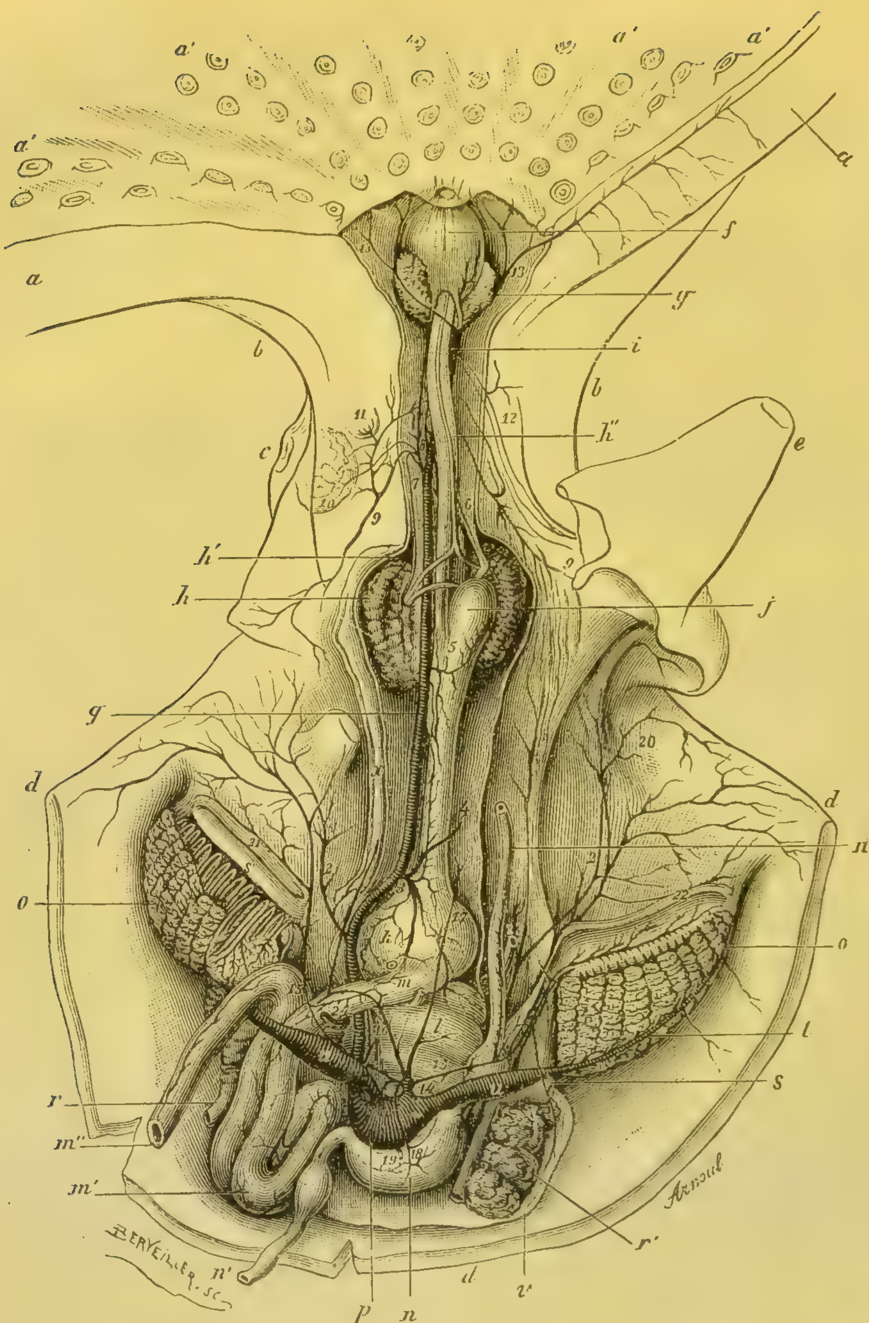


Fig. 396. — Organisation du Poulpe (*Octopus vulgaris*). — *a*, base des bras garnis de leurs ventouses (*a'*) ; *b*, tête ; *c*, un des yeux ; *d*, manteau ouvert et étendu ; *e*, entonnoir ; *f*, bulbe buccal ; *g*, glandes salivaires antérieures ; *h*, glandes salivaires postérieures avec leur ligament suspenseur (*h'*) et leur conduit excréteur (*h''*) ; *i*, œsophage ; *j*, jabot ; *k*, gésier ; *l*, estomac spiral ; *m*, extrémité pylorique de l'intestin et, de chaque côté, les troncons des canaux hépatiques ; *m'*, circonvolutions de l'intestin ; *m''*, anus rejeté de côté ; *n*, ovaire ; *n'*, oviductes ; *o*, *o'*, branchies ; *p*, ventricule ; *q*, aorte antérieure ; 1, son origine ; 2, artères palléales ; 3, a. gastrique ; 4, a. hépatique ; 5, a. œsophagiennes ; 6, a. salivaire ; 7, 8, a. pharyngiennes ; 9, a. principales de l'entonnoir ; 10, a. palpébrales ; 11, bifurcation terminale de l'aorte donnant les a. circulaires ; 12, a. dorsales de l'entonnoir ; 13, a. pédieuses ; 14, a. abdominale ; 15, a. de la glande branchiale ; 16, a. duodénale ; 17, a. anale ; 18, a. péricardique ; 19, artère génitale ; *r*, *r*, veines caves, coupées près de leur origine et rejetées de côté ; *r'*, *r'*, parenchyme glandulaire du rein, attaché à ces veines (reins) ; *s*, cœur branchial ; *s'*, glande de la branchie ; 20, 21, 22, veines du manteau ; *t*, vaisseau branchio-cardiaque ou veine branchiale ; *u*, *u*, oreillettes ; *v*, paroi tégumentaire de l'abdomen (Milne-Edwards).

sang des veines branchiales efférentes (*l*), et d'un ventricule (*p*).

Les deux oreillettes sont placées à droite et à gauche, de sorte que dans son ensemble le cœur occupe presque toute la largeur du corps. A l'orifice de chaque oreillette, se trouve une valvule auriculo-ventriculaire. Du ventricule, partent deux vaisseaux : l'un d'eux, l'*aorte* (*9*), se dirige en avant; l'autre, l'artère abdominale (*14*), part du bord postérieur, et va irriguer les viscères abdominaux postérieurs, les glandes génitales, les nageoires, le manteau, etc. Chez le *Poulpe*, l'artère génitale (*19*) naît indépendamment, comme une troisième aorte. Les deux derniers vaisseaux sont très réduits; l'aorte céphalique est bien plus volumineuse. Elle donne à droite et à gauche des rameaux au manteau (2), au tube digestif, etc. Enfin au niveau du bulbe buccal, elle se divise en deux branches (*13*), qui vont se terminer par un vaisseau dans chaque bras.

Les voies de retour du sang au cœur sont moins constantes que les artères. Le sang qui revient des bras se rassemble dans un sinus circulaire, autour de la tête; de ce sinus, dans la région ventrale, part une grande veine (*23*), qui se dirige en arrière; elle reçoit, en avant du cœur, une autre veine abdominale (Pl. V, *Va*), ramenant le sang de la partie postérieure du corps. Aussitôt après, quelquefois même avant, la grande veine antérieure se divise en deux troncs (fig. 396, *r*, *r'*), l'un droit, l'autre gauche; ce sont les *veines caves* (Pl. V, *pr*). Les veines caves se dirigent vers les branchies. Mais, avant d'y arriver, elles se renflent en un cœur musculaire (fig. 396, *s*, et Pl. V, *Cbr*), le *cœur veineux;* il envoie le sang dans l'organe respiratoire, par le vaisseau branchial afférent, qui suit, comme nous l'avons vu, la crête du support branchial.

La communication entre les artères et les veines s'établit soit par un réseau capillaire, soit par un système de lacunes.

Dans la Seiche, l'appareil vasculaire est presque clos. Il existe de véritables capillaires, ou dans tous les cas des lacunes fort bien endiguées; il est assez difficile de se prononcer à cet égard.

Mais dans les *Octopodes*, le passage des artères aux veines se fait à travers de vastes cavités, dépendant de la cavité générale : la plupart des viscères, les glandes salivaires, l'estomac, l'aorte, sont baignés par ce sang veineux qui revient dans la *grande veine* (*23*) par deux gros canaux, partant du fond de la lacune et portant le nom de *tubes péritonéaux*.

Glande péricardique (1). — A la base de chaque cœur branchial,

(1) Grobben, Arb. Wien., t. V, 1883.

est attaché un massif glandulaire qu'on appelle depuis Grobben *glande péricardique* (Pl. V, *gp*). C'est un organe creux, attaché par un pédicule (Pl. V, *E*, *p*) au cœur branchial. Sa cavité est formée de canaux anastomosés irréguliers, aboutissant dans une cavité centrale (*pR*) en communication avec la poche péricardique par un fin canal (*c*). La paroi de cet ensemble de cavités est revêtue de cellules glandulaires, remplies intérieurement de concrétions. Ces cellules rejettent leur produit dans la poche péricardique dépendant de la cavité viscérale, où se trouvent plongés les cœurs branchiaux, et qu'il nous reste à décrire.

Sac viscéro-péricardique (1). — Le *sac viscéral,* appelé aussi *sac viscéro-péricardique*, *péricarde*, *cœlome secondaire*, est très vaste chez les Décapodes (Pl. V, A,B,C) ; il est dans toutes ces figures coloré en rouge. Il renferme l'estomac, le cœur, les artères branchiales, les cœurs branchiaux, les organes génitaux. Il constitue une cavité unique ou du moins un ensemble dont les diverses parties communiquent entre elles par de longs canaux. Il communique avec l'extérieur par l'intermédiaire des sacs rénaux. Un canal réno-péricardique (*Cc*) débouche par un orifice cilié, le néphrostome (*K*), dans la cavité de ces organes. Chez le Nautile, la communication avec l'extérieur se fait directement par deux pores, situés tout près des orifices rénaux postérieurs.

Chez les *Octopodes* (Pl. V, *D*) la cavité du sac viscéral se réduit. Elle se subdivise en plusieurs cavités secondaires dont une (Cœ) contient les organes génitaux ; deux autres (*gp*), les deux cœurs branchiaux ; ces deux dernières s'ouvrent dans le rein et communiquent par là avec l'extérieur. Mais toutes ces diverses parties sont encore en communication par d'étroits canaux (Cc) qui ont fait désigner l'ensemble de cet appareil sous le nom d'*appareil aquifère.*

Nous retrouvons ici le processus déjà décrit chez les Amphineures, qui conduit la cavité générale primitive à se morceler en plusieurs parties, dont l'une constitue la cavité génitale, tandis que l'autre, restant en général autour de l'organe central de la circulation, est en connexion avec les néphridies. On retrouve donc chez tous les Mollusques le même développement phylogénétique.

§ 7. — *Appareil excréteur.*

L'appareil urinaire présente dans toute la série des Mollusques une remarquable homogénéité. Il offre de plus une analogie frappante avec celui des Annélides. C'est en se basant en particulier

(1) Grobben, Arb. Wien., t. V, 1883.

sur cette analogie, qu'on a pu considérer les Mollusques comme tirant leur origine des animaux de ce dernier groupe.

Les reins des Mollusques, appelés quelquefois *corps de Bojanus*, et en général au nombre de deux, ne sont autre chose que des *organes segmentaires*, renflés en un sac à parois glandulaires dans leur région moyenne, et mettant en communication le péricarde, reste de la cavité générale, avec l'extérieur.

Les cellules glandulaires n'existent en général que sur une région limitée des parois du sac rénal, où elles sont placées, toujours sur une seule assise, sur des trabécules dont l'ensemble compliqué constitue un massif d'une épaisseur parfois considérable. Ces trabécules sont parcourus par une masse énorme de sang contenue soit dans des lacunes, soit dans des capillaires véritables. Le sang destiné à l'irrigation du rein semble toujours être du sang veineux. Il vient des grandes lacunes viscérales, se rend plus ou moins directement dans le sinus branchial afférent, et revient au cœur après avoir traversé la branchie.

Étudions les modifications que subit ce type général dans la série des Mollusques.

Reins des Amphineures. — C'est comme toujours parmi les Amphineures qu'il faut rechercher la disposition la plus simple et la plus primitive. Dans les *Solénogastres* (fig. 393), les reins sont de simples tubes droits, placés de chaque côté du rectum, et s'ouvrant en arrière dans la cavité branchiale (*Chætoderma*) (fig. 393, A), ou dans un cloaque où débouche aussi le rectum (B, C) (*Neomenia*, *Proneomenia*). En avant, ils communiquent avec la cavité générale, formée, nous l'avons vu, du péricarde uni aux cavités génitales (*P*, *O*). Chez le *Chiton* (fig. 393, D), l'appareil ne se modifie que par le développement plus grand de la partie glandulaire. Les deux reins ne sont plus de simples tubes établissant la communication du cœlome avec l'extérieur. Ce sont deux sacs glandulaires, s'étendant tout le long du corps sous la forme de deux tubes longitudinaux, munis de cæcums glandulaires latéraux et débouchant chacun à l'extérieur par un orifice distinct. Un tube étroit met en communication le péricarde avec le rein. Mais ce rôle de conduit semble désormais être la chose secondaire; les deux canaux péricardique et excréteur aboutissant non loin l'un de l'autre (comp. la fig. 397, F), la prédominance est dévolue sans conteste à la nature glandulaire, c'est-à-dire au rôle de dépurateur urinaire.

Reins des Gastéropodes (1). — C'est cette dernière disposition qui

(1) R. Perrier, A. S. N., 7e série, t. VII, 1889.

existe chez tous les Gastéropodes. Le rein est un sac à vaste cavité, et la communication avec le péricarde, qui est pourtant le

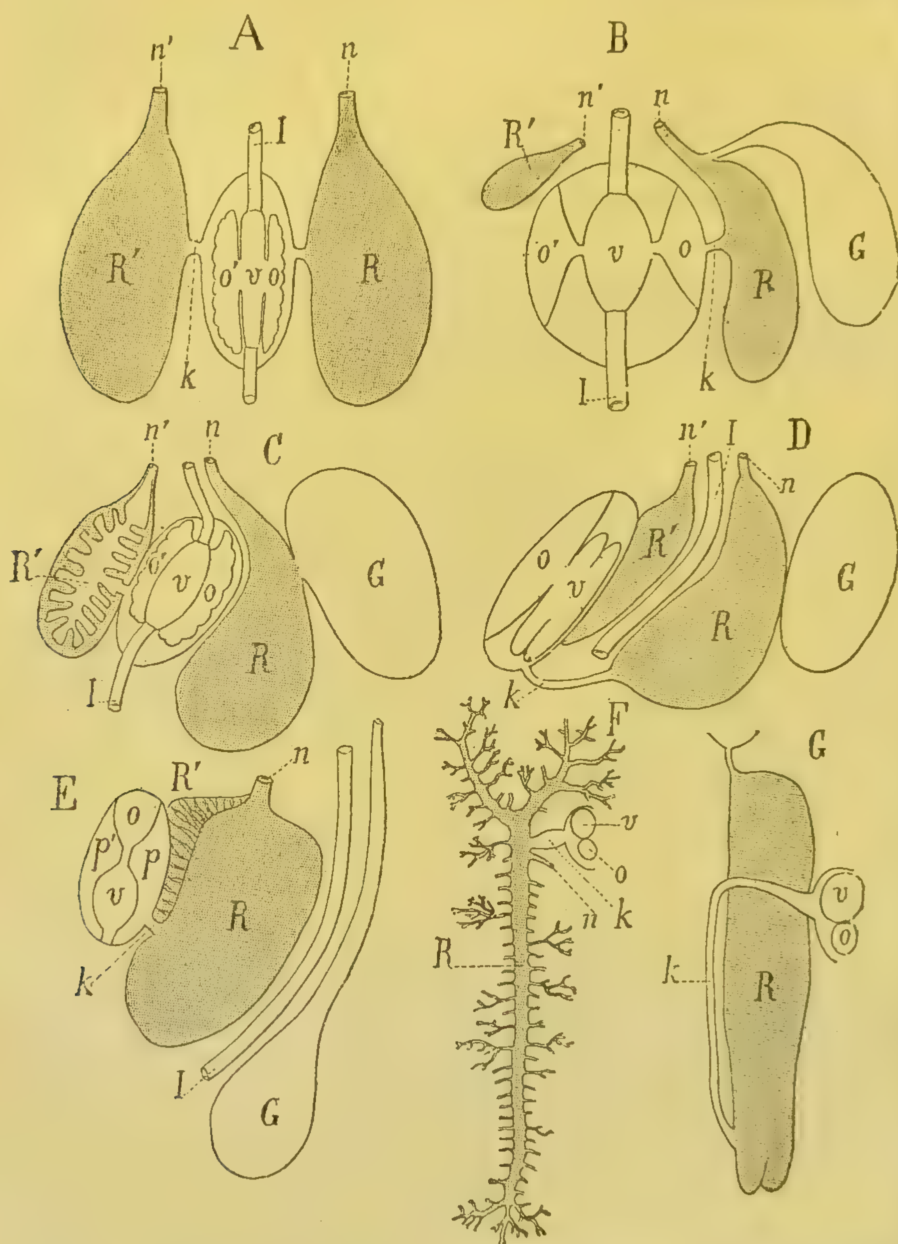


Fig. 397. — Schéma de l'appareil rénal des Mollusques et de ses relations avec le péricarde. — A, Acéphales; B, *Fissurella*; C, Hétéronéphridés (*Trochus*, *Haliotis*, etc.); D, *Patella*; E, Monotocardes; — F, Nudibranches : *Bornella* (Alder et Hancock); G, *Corambe testudinaria* (H. Fischer).

caractère originellement essentiel, apparaît comme tellement secondaire, qu'elle a pu passer inaperçue à plusieurs observateurs, ou que même elle disparaît entièrement, quoique dans des cas bien rares (quand il existe deux reins).

Un seul Gastéropode a conservé les deux reins typiques, dans leur situation ordinaire à droite et à gauche du péricarde. C'est la *Fissurelle* (fig. 397, B), où les deux organes ont la même structure histologique, et la même fonction. Toutefois l'un des deux reins, le rein gauche (*R'*), est fortement réduit ; le rein droit (*R*)

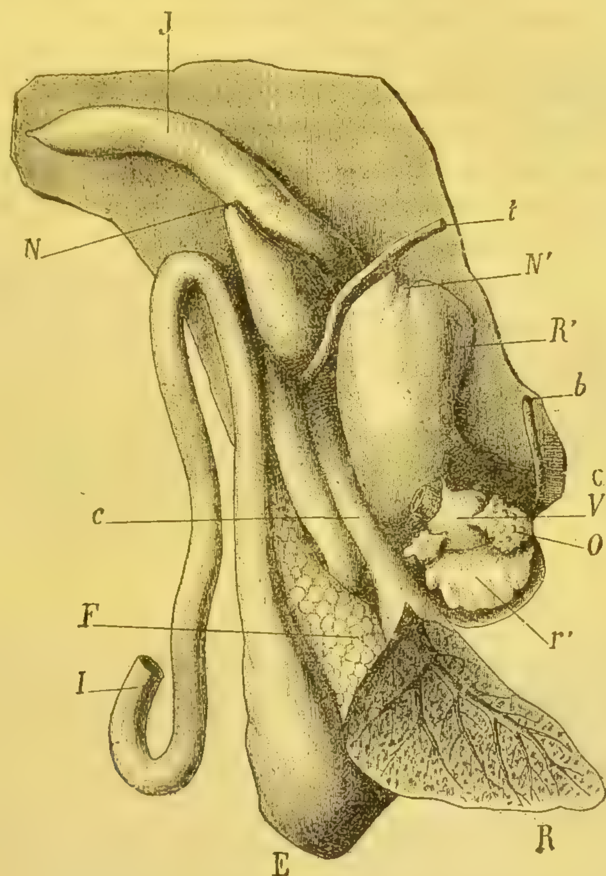


Fig. 398. — *Trochus Zizyphinus.* Le manteau a été fendu sur la ligne médiane et rejeté sur le côté en même temps que le cœur attaché au sac papillaire ; le rein a été étalé, en le séparant du péricarde en avant, du péricarde et du foie en arrière. — *I*, intestin ; *E*, estomac ; *J*, rectum ; *F*, foie ; *O*, oreille ; *V*, ventricule ; *b*, veine palléale transverse ; *R*, rein droit ; *c*, son canal excréteur ; *N*, son orifice ; *R'*, rein gauche ; *r'*, partie de celui-ci, vue par transparence à travers le péricarde ; *N'*, son orifice (R. Perrier).

au contraire a pris une extension considérable. Il communique seul avec le péricarde.

Dans la *Patelle* (fig. 397 D), les deux reins coexistent également ; mais le rein gauche (*R'*) est réduit comme chez la Fissurelle ; de plus il a passé à la droite du péricarde, et se trouve ainsi placé entre celui-ci et le rein droit.

Chez tous les autres Gastéropodes le rein droit seul conserve le rôle de dépurateur urinaire ; le rein gauche se modifie plus ou moins, semble se transformer en un organe de réserve et, dans

quelques types (Paludine, Cyclostome, Cérithe, Valvée, Pulmonés), disparaît complètement.

Nous devons à cet égard étudier deux types distincts :

1° Chez les Hétéronéphridés (*Haliotis*, *Turbo*, *Trochus*) (fig. 397, C), c'est un petit sac ovale, dont la paroi intérieure est couverte de longues papilles flottant dans la cavité, et tapissées d'un épithélium bas et peu glandulaire. L'intérieur de ces papilles est occupé par une lacune pleine de sang, et il renferme une substance spéciale qui y semble mise en réserve pour être versée, au fur et à mesure des besoins, dans le torrent circulatoire. Dans ce premier groupe, les deux sacs rénaux sont encore distincts et débouchent au dehors par deux orifices séparés (fig. 398, N et N').

2° Chez les *Prosobranches Monotocardes*, il n'en est plus ainsi; les deux reins sont situés, comme chez la Patelle, à droite du pé-

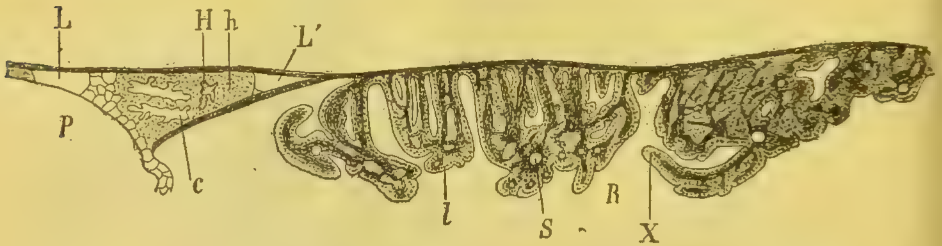


Fig. 399. — Coupe demi-schématique du parenchyme du rein de *Littorina littorea*. — *P*, péricarde ; *L*, *L'*, lacunes de la glande hématique ; *H*, glande hématique ; *h*, parenchyme de la glande hématique ; *c*, canaux tapissés d'épithélium cilié de la glande néphridienne ; *R*, rein droit ; *l*, lamelles du rein proprement dit ; *S*, vaisseau afférent ; *X*, épithélium rénal (R. Perrier).

ricarde, et ont la même situation relative que dans ce dernier type (fig. 397 E, et 379 R). Mais la cloison mitoyenne qui les séparait s'est résorbée; leurs deux cavités n'en forment plus qu'une, qui débouche dans la cavité palléale par un seul orifice en forme de boutonnière, ou dans de rares exemples (*Valvée*, *Paludine*) par un canal. Les deux reins ne manifestent plus leur indépendance que par la séparation complète des deux masses glandulaires, toutes les deux attachées au plafond du sac rénal commun (fig. 399, *H* et *R*). Le rein droit conserve seul la fonction dépuratrice et les connexions précédemment indiquées avec l'appareil circulatoire. Il reçoit le sang des lacunes abdominales, et le renvoie à la branchie.

Il en est tout autrement du rein gauche auquel on peut donner le nom de *glande néphridienne* (fig. 379, *n*, 397 E, *R'* et 399, *H*). C'est une épaisse bande située tout le long du péricarde et du bord antérieur du rein. Elle est formée par une série de culs-de-sac, re-

vêtus de cellules faiblement glandulaires, et débouchant tous dans la cavité rénale. Ces culs-de-sac sont plongés à l'intérieur d'une masse compacte de tissu conjonctif formé de grosses cellules juxtaposées les unes aux autres, et faisant de l'ensemble un organe massif. Ces cellules peuvent être considérées comme contenues à l'intérieur d'une lacune, où plongeraient aussi les culs-de-sac glandulaires. Cette lacune (fig. 399, *L*) est en large communication avec l'oreillette, dont elle semble un diverticule ; les cellules conjonctives sont ainsi constamment baignées de sang. J'estime qu'on doit considérer cet ensemble, auquel on peut donner le nom de *glande hématique*, comme constituant soit un organe de réserve, soit peut-être même une glande lymphatique, destinée à la formation des globules du sang.

La complication du tissu glandulaire est fort différente dans les types primitifs et les types supérieurs. Chez les premiers (*Patelle*, *Fissurelle*, etc.), le rein a des parois extrêmement minces, unies, sans trabécules, ou avec un petit nombre de replis, et les cellules glandulaires y forment un revêtement continu. A un stade plus élevé (*Littorine*, fig. 399) se montrent de nombreux replis attachés au plafond de la cavité rénale; mais ces replis sont de simples lamelles ramifiées, à peu près toutes perpendiculaires à la paroi. Au stade de différenciation maximum, les lamelles s'anastomosent en tous sens et finissent par former un ensemble spongieux, avec des alvéoles constituant un labyrinthe extrêmement compliqué.

Le rein des Opisthobranches Tectibranches ressemble à celui des Prosobranches ; un seul organe est chargé de la dépuration urinaire. Il correspond au rein droit des Prosobranches.

Il existe en outre (Vayssière) dans le voisinage du cœur une *glande indéterminée*, dont les connexions rappellent celles de la glande hématique, et qui correspond sans doute à cette dernière, c'est-à-dire au rein gauche.

Un seul rein persiste chez les Pulmonés et chez les Nudibranches.

Dans ce dernier groupe, il a conservé un remarquable caractère de simplicité. C'est (notamment dans *Corambe*, fig. 397, G) un simple tube presque continu allant du péricarde à l'extérieur, et présentant une branche descendante et une branche montante. Cette dernière, plus spécialement urinaire, est renflée en une vaste poche à épithélium glandulaire. Dans les autres Nudibranches (Doridiens), la forme est tout à fait celle du Chiton ; c'est un tube courant tout le long du corps, avec de nombreuses digitations, et recevant à peu près au même niveau l'uretère et le canal réno-péricardique (fig. 397 F).

Chez le Dentale, il existe deux reins symétriques, ayant chacun un orifice spécial. Le canal réno-péricardique n'existe pas. Nous

avons vu en effet que le cœlome communiquait directement avec l'extérieur par un orifice aboutissant près du pore rénal.

Reins des Lamellibranches. — Chez les Lamellibranches (1) et le Dentale, l'appareil urinaire, comme tous les organes, garde la symétrie primitive. Il est formé de deux sacs rénaux, à disposition plus ou moins compliquée, communiquant d'une part avec le péricarde, de l'autre avec l'extérieur, parfois pouvant même communiquer ensemble. L'irrigation est celle que nous avons déjà décrite plusieurs fois.

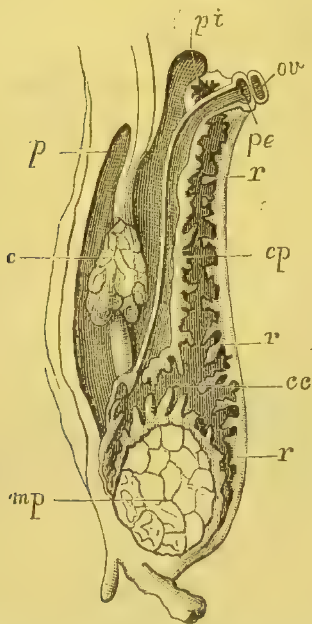


Fig. 400. — Cœur et Rein de l'*Unio pictorum*. — *mp*, muscle adducteur postérieur ; *c*, cœur; *p*. péricarde ; *cr*, poche centrale du rein ; *r*, parenchyme glandulaire ; *cp*, sa poche périphérique ; *pi*, orifice réno-péricardique ; *pe*, orifice externe du rein ; *ov*, orifice génital (Lacaze-Duthiers).

Chez les Lamellibranches, on peut, mieux encore que partout ailleurs, saisir le mode de différenciation qui transforme un organe semblable à un tube segmentaire d'Annélide, en un organe glandulaire compliqué.

Dans les types primitifs, les reins sont deux tubes simples indépendants, uniformes dans toute leur étendue. Une de leurs extrémités s'ouvre à l'extérieur, l'autre reçoit le canal réno-péricardique et le conduit génital (*Nuculidés, Solénomyidés*). Déjà cependant, dans cette forme, le tube est courbé en V, à pointe postérieure, et à extrémités antérieures.

Chez les formes plus élevées, les deux reins se ramifient et se cloisonnent ; de plus ils communiquent largement ensemble, en conservant toutefois leur individualité. Les organes génitaux débouchent dans le rein près de son orifice externe, ou directement au dehors.

Dans un troisième stade (fig. 400), la branche du V qui aboutit à l'orifice excréteur (*branche périphérique*) a perdu son pouvoir glandulaire, et se spécialise en conduit vecteur (*cp*).

Enfin, chez les *Septibranches*, au stade le plus grand de spécialisation, les deux orifices péricardique et externe se rapprochent l'un de l'autre et arrivent tous les deux vers le sommet du V.

(1) De Lacaze-Duthiers, A. S. N., 4e série, t. IV. — Griesbach, A. N., t. XLIII, 1877. — Letellier, *La sécrétion urinaire des Acéphales*. Thèse de doctorat, 1887.

PLANCHE V

SAC VISCÉRO-PÉRICARDIQUE ET APPAREIL URINAIRE DES CÉPHALOPODES.

PLANCHE V

SAC VISCÉRO-PÉRICARDIQUE ET APPAREIL URINAIRE DES CÉPHALOPODES.

A, vue générale des organes d'une Seiche femelle (*Sepia officinalis*) ouverte par la face ventrale; le tube digestif et ses dépendances sont enlevés, ainsi que les glandes nidamentaires.

B, même préparation; les poches rénales inférieures ont été enlevées; leur contour est indiqué en pointillé.

C, coupe sagittale schématique d'une Seiche femelle.

D, coupe sagittale schématique d'un Octopode.

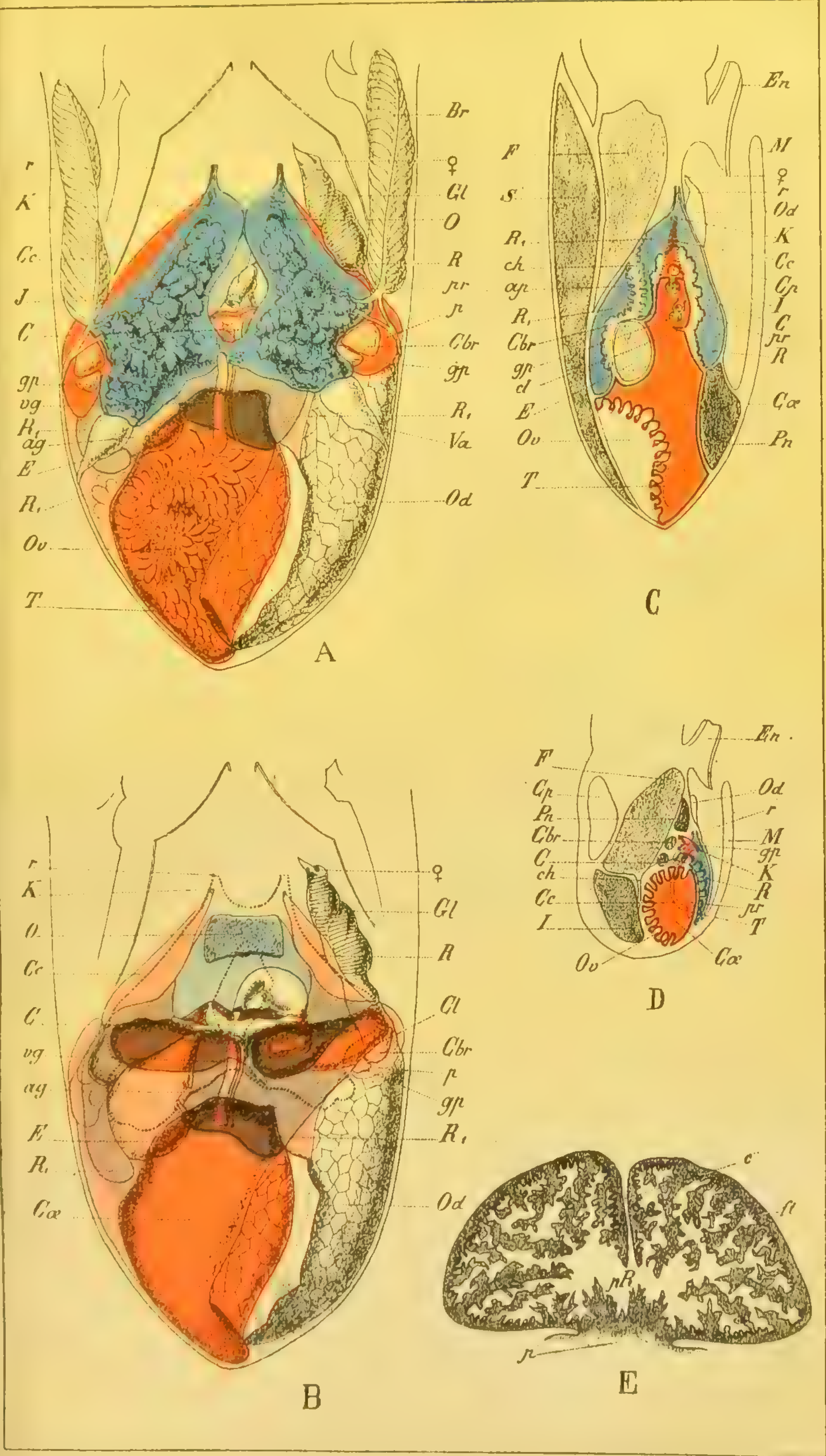
E, coupe médiane de la glande péricardique d'une Seiche.

N. B. — Les dépendances de la cavité viscérale sont teintées en *rouge*, les poches rénales en *bleu*; les teintes atténuées indiquent les parties cachées.

M, manteau; **Cp**, cavité palléale; **En**, entonnoir; **Br**, branchies; **J**, jabot; **E**, estomac; **I**, intestin; **F**, foie; **ch**, canal hépatique; **ap**, appendices pancréatiques; **C**, cœur; **Cbr**, cœur branchial; **gp**, glande péricardique, qui y est attachée; **ag**, **vg**, artère et veine génitales; **Va**, veine abdominale; **Pn**, poche du noir; **Ov**, ovaire; **T**, trompe de l'oviducte; **Od**, oviducte; **Gl**, glande de l'oviducte; ♀, orifice femelle; **Cœ**, portion principale du cœlome (= sac viscéral = poche péritonéale); **Cl**, *cl*, cloison incomplète divisant le cœlome en deux parties; **Cc**, canal réno-viscéral; **K**, son orifice dans le rein; **p**, péricarde; **R**, poches rénales inférieures; $\mathbf{R_1}$, poche rénale supérieure; **O**, orifice faisant communiquer les poches inférieures et la poche supérieure; **pr**, parenchyme glandulaire du rein, attaché aux veines caves; **r**, orifice du rein; **S**, os de la seiche.

Pour la figure **E** : **p**, pédicule attachant la glande péricardique au cœur branchial; **ft**, follicules glandulaires; **pR**, réservoir de la glande; **c**, canal excréteur.

GROBBEN.



Paul Méry del. J.-B. Baillière et fils.

Sac viscéro-péricardique et appareil urinaire des Céphalopodes.

Jamais d'ailleurs le parenchyme glandulaire n'atteint l'énorme développement qu'on trouve chez les Gastéropodes.

Reins des Céphalopodes (1). — Les Céphalopodes ont ici encore conservé bien des traits du type primitif. Les reins (pl. V; les cavités urinaires sont colorées en bleu) y constituent deux sacs symétriques, placés ventralement dans la région abdominale (*R*). Il en existe quatre chez le Nautile. Les deux sacs peuvent être distincts (*Eledone*), ou réunis par deux anastomoses transversales (*Sepia*; pl. V, A et B); dans ce dernier cas, il peut s'ajouter un troisième sac impair, placé dans la région dorsale (pl. V, fig. A, B, C; *R*).

Quoi qu'il en soit, il existe toujours deux orifices séparés (*r*), débouchant dans la cavité palléale, à droite et à gauche de la ligne médiane, tout près de l'entrée de l'entonnoir.

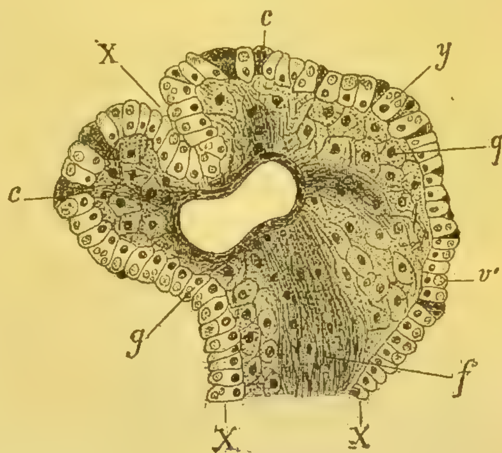


Fig. 401. — Coupe de l'extrémité d'une lamelle rénale de *Littorina littorea*. — X, épithélium rénal; *g*, cellules glandulaires; *v*, vacuole d'excrétion; *c*, cellules ciliées; *f*, tissu conjonctif fibreux; *q*, cellules conjonctives (R. Perrier).

Les parois de ces sacs sont entièrement lisses, dans la partie inférieure; au contraire la paroi supérieure qui recouvre les veines caves s'épaissit énormément par suite du développement de trabécules anastomosés, et se recouvre de cellules glandulaires (fig. A, *pr*). Ce sont les *appendices veineux*, qui, dans la Seiche, se continuent aussi sur la paroi inférieure du sac impair dorsal (fig. C, *pr*).

Les sacs rénaux communiquent enfin toujours avec la cavité viscérale par un petit canal terminé par un pavillon lobé (*K*) (néphrostome).

Histologie de l'appareil glandulaire du rein. — Il nous reste à étudier le mécanisme de la sécrétion urinaire. A cet égard on peut considérer deux cas :

1° Chez les Céphalopodes, quelques Gastéropodes (*Fissurella*, *Patella*, *Valvata*, etc.), et chez les Acéphales les moins différenciés (*Nuculidés* et *Solénomyidés*), le revêtement épithélial glandulaire du rein est uniformément constitué par une seule espèce de cellules cubiques, couvertes de cils et à protoplasma également condensé en tous ses points. La sécrétion se fait simplement par osmose.

2° Chez tous les autres Gastéropodes et dans la majorité des Lamellibranches, il existe très généralement deux sortes de cellules (fig. 402), les

(1) Grobben, Arb. Wien., t. V, 1883.

unes ciliées (*c*), sans rôle excréteur bien net, les autres au contraire grosses (*g*), dépourvues de cils; ce sont les vraies cellules glandulaires. Il se forme dans leur partie supérieure une grosse vésicule (*v*), remplie de suc cellulaire, tenant en suspension des concrétions urinaires. Lorsque la cellule est mûre, elle se coupe au-dessous de la vésicule, et tandis que celle-ci tombe dans la cavité rénale et est expulsée au dehors, la cellule se reforme et peut continuer à fonctionner.

Reins primitifs. — Nous avons vu que, chez les Vers, les néphridies se répétaient normalement par paires dans chaque segment, ce qui leur a valu le nom d'organes segmentaires.

Si les reins des Mollusques sont comparables à des organes segmentaires, comme nous avons montré que les Mollusques sont formés de deux segments, il y a lieu de rechercher les néphridies de la première paire, qui doivent mettre en communication la cavité générale céphalopédieuse avec l'extérieur.

Ces néphridies existent en réalité, mais elles n'apparaissent que pendant la vie embryonnaire. Ce sont les *reins larvaires* ou *reins primitifs*, découverts en 1851 par Gegenbaur et O. Schmidt, et retrouvés dans bon nombre de Gastéropodes. Ils jouent par rapport à la cavité céphalopédieuse le rôle du rein par rapport au péricarde. Ce sont des tubes tapissés de cellules à vésicules semblables aux cellules rénales.

Plus tard ces reins disparaissent par dégénérescence, et il ne reste plus que les reins définitifs que nous avons étudiés plus haut.

§ 8. — *Système nerveux.*

Description générale. — Le système nerveux des Mollusques est formé par un certain nombre de ganglions, non disposés en chaîne sériée comme chez les Vers et les Arthropodes, mais unis par des cordons nerveux, auxquels on donne le nom de *commissures* quand ils unissent deux ganglions de même espèce, et de *connectifs*, quand ils joignent deux ganglions d'espèces différentes.

Dans les types supérieurs, les ganglions sont des corps arrondis, nettement limités, et exclusivement formés de cellules nerveuses, avec quelques éléments conjonctifs, servant de soutien; les cordons nerveux, au contraire, sont exclusivement formés de fibres nerveuses, sans aucune interposition de cellules nerveuses. La délimitation est loin d'être aussi nette chez les formes inférieures. Les ganglions ont la forme de bandelettes allongées se continuant par les cordons nerveux, sans ligne nette de démarcation, et des cellules nerveuses recouvrent ces derniers sur presque toute leur étendue. C'est là un fait important que nous avons déjà rencontré avec autant de netteté dans d'autres embranchements.

Les ganglions ont la structure ordinaire : les cellules nerveuses en occupent la périphérie. Elles sont volumineuses (1); leur noyau, énorme, occupe presque toute la cavité et permet de distinguer très nettement le réseau

(1) Chez l'*Helix*, elles varient de 0mm,4 dans les ganglions viscéraux à 7 μ dans les ganglions cérébroïdes.

chromatique et le nucléole. Le reste du ganglion est occupé par la substance ponctuée de Leydig, dont les fibrilles mettent en relation les cellules entre elles et avec les fibrilles des nerfs.

Les fibres nerveuses d'un même nerf sont séparées les unes des autres

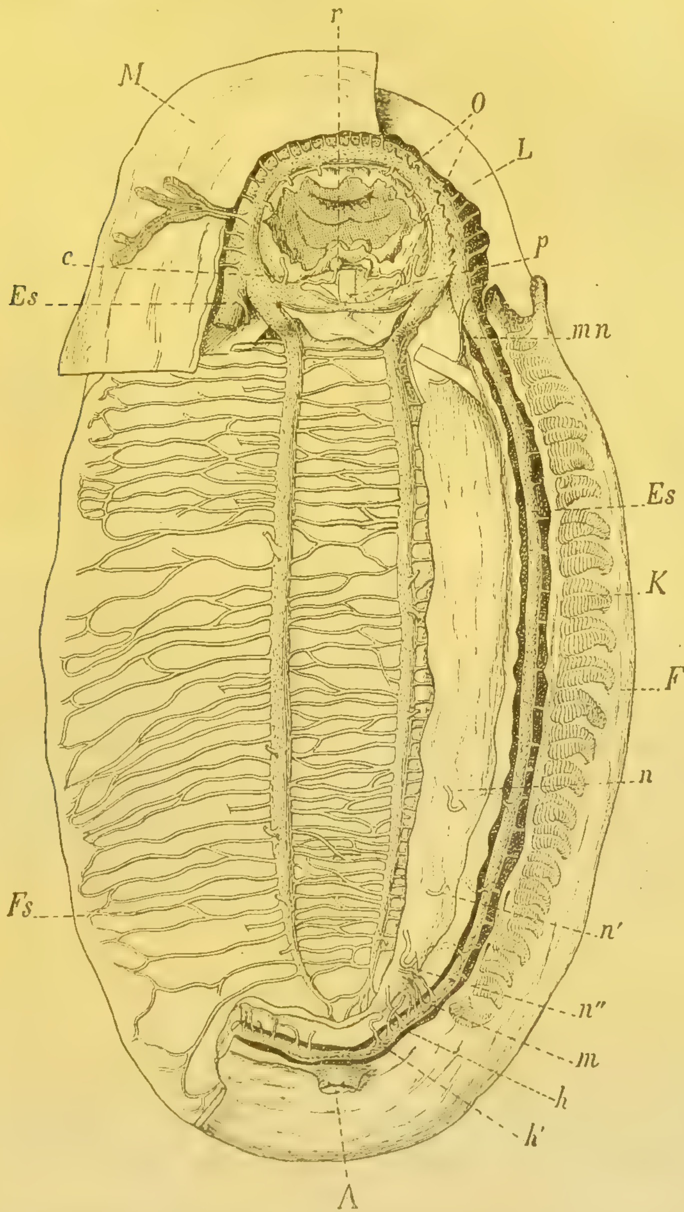


Fig. 402. — Système nerveux du *Chiton siculus*. — *M*, manteau; *L*, lobes céphaliques; *F*, pied; *K*, branchies; *A*, anus; *O*, anneau œsophagien; c, commissure allant au ganglion viscéral antérieur; *p*, commissure des ganglions de l'organe subradulaire; *r*, ganglion de l'organe subradulaire; *Es*, cordon viscéro-branchial; *mn*, nerf stomacal; *n*, *n'*, *n''*, nerfs subrénaux; *m*, nerfs palléaux; *hh'*, nerfs cardiaques; *Fs*, cordons pédieux et réseaux nerveux du pied (Béla Haller).

par des septa conjonctifs. Autour du nerf se trouve un névrilemme formé de deux couches : l'une interne membraneuse, en continuité avec les septa internes; l'autre externe, constituée par du tissu conjonctif vésiculaire.

Système nerveux des Amphineures. — La portion centrale du système nerveux des Amphineures, qui doivent ici encore être pris pour point de départ, est constituée par une bandelette circulaire (fig. 402, *O*) disposée en anneau autour de l'œsophage et tantôt complètement dépourvue de renflements cérébroïdes (*Chiton*), tantôt présentant un petit épaississement ganglionnaire (*Neomenia*, *Chætoderma*). De cet anneau partent quatre gros cordons nerveux. Deux d'entre eux, rapprochés de la ligne médiane, sont les *cordons pédieux* (*Fs*). Ils sont unis par de nombreuses et irrégulières commissures transversales, qui donnent à l'ensemble un aspect scalariforme. Elles manquent dans le *Chætoderma*. Les deux autres cordons sont les *cordons viscéraux* (*Es*). Ils courent près des bords latéraux, et s'unissent en arrière par une commissure transversale *au-dessus* de l'anus. Dans le *Proneomenia*, les deux cordons de chaque côté sont unis par des cordons connectivaux, et, dans le *Chætoderma*, ils se réunissent même, à la partie postérieure, en un seul cordon qui s'unit à celui du côté opposé en passant au-dessus du rectum.

En somme, le système nerveux central se réduit à un *collier œsophagien* circulaire, d'où émergent deux paires principales de nerfs, les *nerfs pédieux* et les *nerfs palléaux*. Les premiers ont été comparés à la chaîne nerveuse des Annélides, mais il n'y a là qu'une apparence. Les deux formations n'ont rien de commun. Quant aux cordons palléaux, on ne peut, comme on l'a fait quelquefois, les comparer à la commissure viscérale des autres Mollusques ; car celle-ci passe toujours *au-dessous* du tube digestif. Ils sont très certainement, comme le veut Bütschli, homologues des nerfs palléaux des Prosobranches.

On a objecté que ces derniers n'innervaient pas les branchies. Mais nous savons que les branchies des Chitons ne sont pas morphologiquement comparables à celles des autres groupes. Cela admis, l'importance du rôle de ces cordons dans l'innervation de l'appareil respiratoire explique suffisamment le développement considérable de ces nerfs, comparé à la réduction de la cavité palléale.

Disposition générale du système nerveux des autres mollusques. — Tous les autres Mollusques ont le système nerveux disposé sur le même type. Les ganglions se trouvent toujours disposés en trois groupes (fig. 403) :

1° Les deux *ganglions cérébroïdes* (*C*), placés au-dessus de l'œsophage et servant à l'innervation de la tête, du pharynx et des organes des sens. Ils sont unis par une *commissure cérébroïde* (*c*).

2° Deux *ganglions pédieux* (*D*), innervant le pied par de nom-

breux nerfs, et unis par la commissure pédieuse qui passe au-dessous de l'œsophage.

3° Un nombre variable de *ganglions viscéraux*, tous placés sur le trajet d'une commissure viscérale (*h*), pouvant affecter une forme variable, mais passant toujours au-dessous de l'intestin. Les deux ganglions extrêmes de la commissure, tous les deux placés à

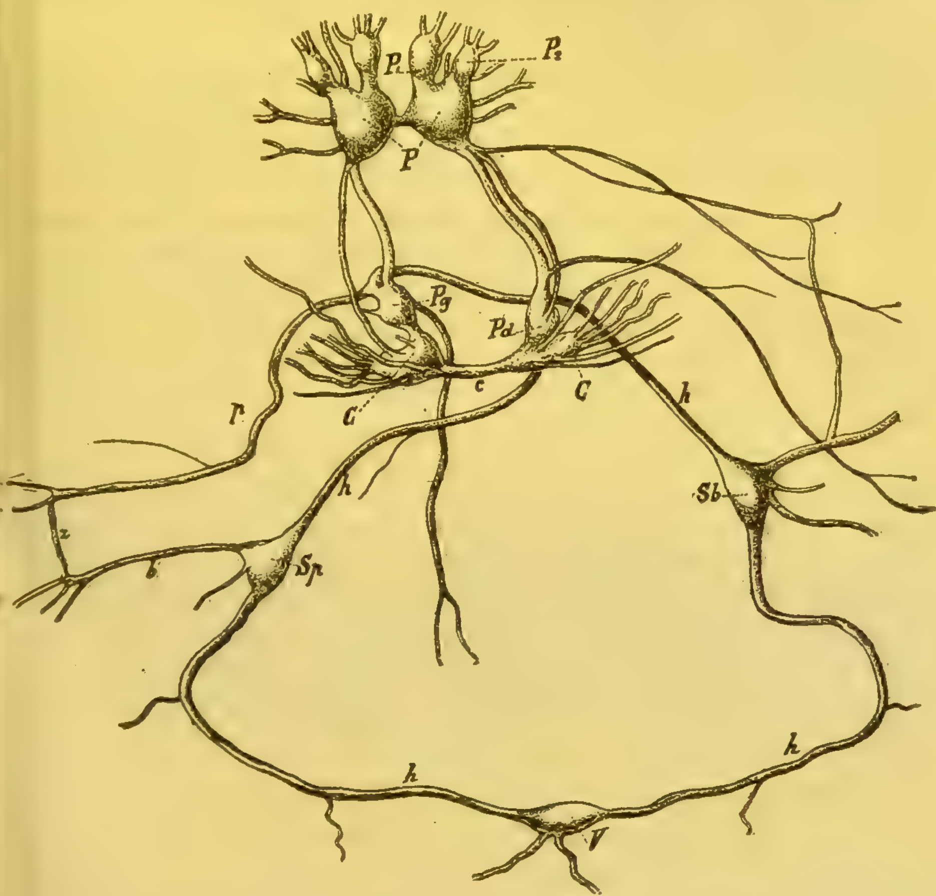


Fig. 403. — Système nerveux de *Littorina littorea*. — C, ganglions cérébroïdes ; P, g. pédieux ; P_1, P_2, g. pédieux accessoires ; P*g*, P*d*, g. palléaux droits et gauches ; S*b*, g. sub-intestinal ; S*p*, g. intra-intestinal ; V, g. viscéral ; *c*, commissure cérébroïde ; *h*, commissure viscérale ; *p*, nerf palléal gauche ; *b*, nerf branchial gauche ; *z*, anastomose palléale gauche (Bouvier).

la partie antérieure, l'un à droite (*Pd*), l'autre à gauche (*Pg*), généralement près des ganglions cérébroïdes, servent à l'innervation du manteau ; on les appelle les *ganglions palléaux* (g. *pleuraux*).

Chaque ganglion cérébroïde est uni par un connectif au ganglion pédieux et au ganglion palléal du même côté. Il en résulte la formation de deux colliers œsophagiens, l'un cérébro-pédieux, l'autre cérébro-viscéral. Enfin, le ganglion palléal est uni par un connectif au ganglion pédieux voisin. Il se forme ainsi de chaque

côté un triangle limité par les connectifs que nous venons d'indiquer. C'est le *triangle latéral.*

Dans les Mollusques pourvus d'une radula, il existe en outre dans le voisinage du bulbe buccal deux petits ganglions, les *ganglions buccaux* (fig. 405, *B*). Ils sont unis entre eux par une commissure et aux ganglions cérébroïdes par un connectif. De là, un troisième collier œsophagien, destiné à l'innervation de la partie antérieure du tube digestif.

Comparaison du système nerveux des Amphineures au système nerveux ordinaire des Mollusques. — Malgré sa dissemblance en apparence complète avec le système nerveux des Amphineures, on peut ramener cependant ce système nerveux fondamental à celui que nous avons considéré comme primitif.

Revenons à l'anneau circulaire qui représente le système nerveux central des Amphineures, et supposons que les ganglions se soient individualisés sur cet anneau, à savoir : deux sur la portion dorsale, les *ganglions cérébroïdes;* les autres (5 par exemple) sur la portion ventrale : ce seront les *ganglions viscéraux.* Le premier de chaque côté est destiné a l'innervation des téguments : il innerve à la fois le pied et le manteau; c'est ce qui a lieu chez les *Amphineures*, où le cordon palléal et le cordon pédieux partent du même point de la commissure.

Par suite de l'importance et de l'individualité que prennent plus tard ces deux organes, les ganglions considérés se divisent en deux. Ces deux ganglions restent naturellement unis l'un à l'autre par un connectif; mais, les nerfs du pied devant être rattachés directement au cerveau, la division se fait sentir aussi sur le connectif qui reliait le ganglion palléo-pédieux primitif au ganglion cérébroïde; il se divise en deux, et ainsi se trouve réalisé le triangle latéral. D'un des ganglions part le cordon pédieux; ce ganglion mérite le titre de *ganglion pédieux;* l'autre, innervant le manteau, est le ganglion *pleural* ou *palléal.* Ce type est réalisé chez les Diotocardes et la Cyprée. Par réduction des cordons pédieux, les ganglions pédieux se concentrent, et les commissures nombreuses qui unissaient les cordons font place à une seule commissure pédieuse.

Système nerveux des Gastéropodes (1). — Le système nerveux des Gastéropodes est conforme au type général.

Étudions-le d'abord chez les *Prosobranches*, où ses modifications sont des plus instructives, et vont apporter les preuves à l'appui de l'hypothèse phylogénétique que nous venons d'émettre (2). Nous pouvons diviser le système nerveux en deux parties : la partie antérieure cérébro-palléo-pédieuse et la commissure viscérale.

La portion cérébroïde n'est bien distincte que dans les types élevés. Plus bas, elle constitue une bandelette où les ganglions sont difficiles à isoler. Le centre palléal n'est pas distinct du centre pédieux chez les *Diotocardes.* Ces deux centres forment de chaque côté un gros cordon, sans ganglion distinct, et ne sont

(1) Ihering, *Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Mollusken*, Leipzig, 1877.
(2) Bouvier, A. S. N., 7e série, t. III, 1887.

individualisés que par la duplicité des connectifs qui les relient au cerveau. C'est par conséquent un stade de différenciation peu différent de celui des Amphineures. Ailleurs, les deux centres se séparent; mais, chez plusieurs types, les centres pédieux restent à l'état de cordons, unis par des commissures transversales (*Patella*, *Nerita*, *Cypræa*, *Paludina*). Au stade supérieur enfin, le centre pédieux est formé de deux ganglions unis par une commissure et donnant naissance à tous les nerfs du pied. Par une spécialisation plus élevée encore, il peut se constituer des ganglions pédieux accessoires (fig. 403, P_1, P_2).

Torsion de la commissure viscérale chez les Prosobranches. — La commissure viscérale présente chez les Prosobranches de remarquables caractères spéciaux. Elle est particulièrement longue et s'étend fort loin dans le sac viscéral. Elle a dû dès lors participer à la torsion que nous avons signalée chez le Gastéropode. C'est ce qui a lieu en effet, et ce qui donne naissance à la disposition connue sous le nom de *chiastoneurie*.

Cette commissure (fig. 403, *h*) est un long cordon passant en écharpe au-dessous du tube digestif et aboutissant par ses deux extrémités aux ganglions palléaux. Celle qui part du ganglion palléal droit (*Pd*) se dirige vers la gauche, passe *au-dessus* du tube digestif, et aboutit au *ganglion supra-intestinal* (*Sp*); celle qui part du ganglion gauche (*Pg*), va vers la droite, croise la première, passe *au-dessous* du tube digestif, et arrive au *ganglion sub-intestinal* (*Sb*).

Enfin, la commissure se termine par un cordon, allant du ganglion supra-intestinal au ganglion sub-intestinal, en passant au-dessus de l'intestin. Sur ce dernier trajet, existe un nombre variable de ganglions (*V*) innervant les organes du tortillon. Il en existe au moins un (*Diotocardes*, la plupart des *Ténioglosses*). Mais il y en a souvent deux (*Strombe* (fig. 404, V_1, V_2), *Ranelle*, *Triton*, Sténoglosses) et parfois même trois (*Cypræa*, *Conus*).

En résumé la commissure viscérale est croisée en forme de 8; elle passe une fois au-dessous, et deux fois au-dessus du tube digestif. Il est facile de voir que, dans ces conditions, si on supprime le croisement, en ramenant à droite le ganglion supra-intestinal et à gauche le ganglion sub-intestinal, la commissure jointe au connectif cérébro-palléal et à la commissure cérébroïde forme un collier œsophagien.

Tout se passe donc comme si la commissure viscérale avait été tordue d'arrière en avant en passant par la droite. C'est justement le sens de la torsion que nous avons indiquée chez les Gastéropodes.

Les ganglions supra- et sub-intestinaux sont bien plus constants que les ganglions viscéraux. Ils ne manquent que fort rarement (*Haliotis*, Trochidés, quelques Monotocardes). Ils sont chargés de l'innervation de la branchie et de la fausse branchie, auxquelles ils envoient un gros nerf. Celui-ci part de la commissure, lorsque le ganglion correspondant manque.

Dans le cas des Monotocardes, où la branchie gauche a seule persisté, le ganglion supra-intestinal seul innerve la branchie.



Fig. 404. — Système nerveux de *Strombus gigas*. — *l*, nerfs pariétaux gauches; *zd*, connectif de la zygoneurie droite; *zg*, connectif de la zygoneurie gauche; les autres lettres comme dans la figure 403 (Bouvier).

Chez les Diotocardes, un ganglion spécial, supplémentaire, existe sur le nerf branchial. Cela tient au développement que prend la branchie dans ce groupe. Comme les ganglions intestinaux n'existent pas chez eux, on a voulu les considérer comme équivalents aux ganglions branchiaux qui se seraient formés à la naissance même du nerf branchial. Ils n'entreraient pas alors réellement dans le système nerveux central. Mais il semble difficile d'admettre cette homologie, et, outre que les deux ganglions coexistent dans la Fissurelle, il y aurait alors lieu de se demander pourquoi, chez les Monotocardes, où la branchie droite disparaît, le ganglion sub-intestinal persiste avec tout son développement.

ZYGONEURIE. — Il arrive fréquemment que le ganglion palléal droit soit réuni par un connectif au ganglion sub-intestinal (fig. 404, *zd*).

La même connexion peut s'établir aussi, quoique plus rarement, du côté gauche (*zg*). C'est la disposition que Bouvier désigne sous le nom de *zygoneurie*. Même dans les types qui ne la présentent pas (fig. 403), et que l'on appelle *dialyneures*, la zygoneurie s'établit indirectement par une anastomose (z) entre deux nerfs palléaux, issus l'un (*p*) du ganglion palléal gauche, l'autre (*b*) du ganglion supra-intestinal, pour la zygoneurie gauche, par exemple.

Nous ne pouvons étudier toutes les variations que peut présenter le type chez les Prosobranches, et qui se traduisent simplement par la variation de longueur des connectifs et des commissures aboutissant à la concentration plus ou moins grande des ganglions.

Une exception remarquable parmi les Prosobranches est à signaler chez les *Néritidés* et les *Hélicinidés*. Chez ces animaux, la commissure viscérale n'est pas croisée et porte trois ganglions, serrés les uns contre les autres. Du médian part un long cordon nerveux qui aboutit à un ganglion viscéral.

Le système nerveux semble donc *orthoneure*, c'est-à-dire sans croisement. D'après Bouvier, cette orthoneurie ne serait qu'apparente. Si l'on compare au moyen des nerfs qu'ils donnent les ganglions des Nérites à ceux des autres Prosobranches, les trois ganglions voisins seraient les deux ganglions palléaux et le ganglion sub-intestinal, relié par un connectif de zygoneurie au ganglion palléal droit. La commissure viscérale elle-même serait incomplète par suite de la disparition de la portion supra-intestinale de la commissure et du ganglion supra-intestinal.

SYSTÈME NERVEUX DES OPISTHOBRANCHES ET DES PULMONÉS. — Il n'en est pas de même dans les Opisthobranches et les Pulmonés, où existe une orthoneurie réelle.

La commissure viscérale forme une chaîne très régulière, ne présentant aucune espèce de croisement.

Chez les *Tectibranches* (fig. 405), la commissure est longue, et les ganglions sont tous bien nettement séparés. Un caractère remarquable est la présence de *deux commissures pédieuses* (p_1, p_2). Les ganglions cérébroïdes présentent aussi *une seconde commissure* (c'), *sous-œsophagienne*, trouvée d'abord chez les Bullidés, puis constatée chez l'Ombrelle, le Pleurobranche, l'Aplysie; elle existe sans doute chez tous les Opisthobranches.

Le système nerveux se concentre chez les Nudibranches et les

Pulmonés ; le collier œsophagien se resserre autour du tube digestif, au point de former, chez les *Tethys* par exemple, une masse unique, fusionnée avec les ganglions cérébroïdes et pédieux, masse au milieu de laquelle passe l'œsophage.

Chez les Pulmonés (fig. 406), bien que la concentration ne soit

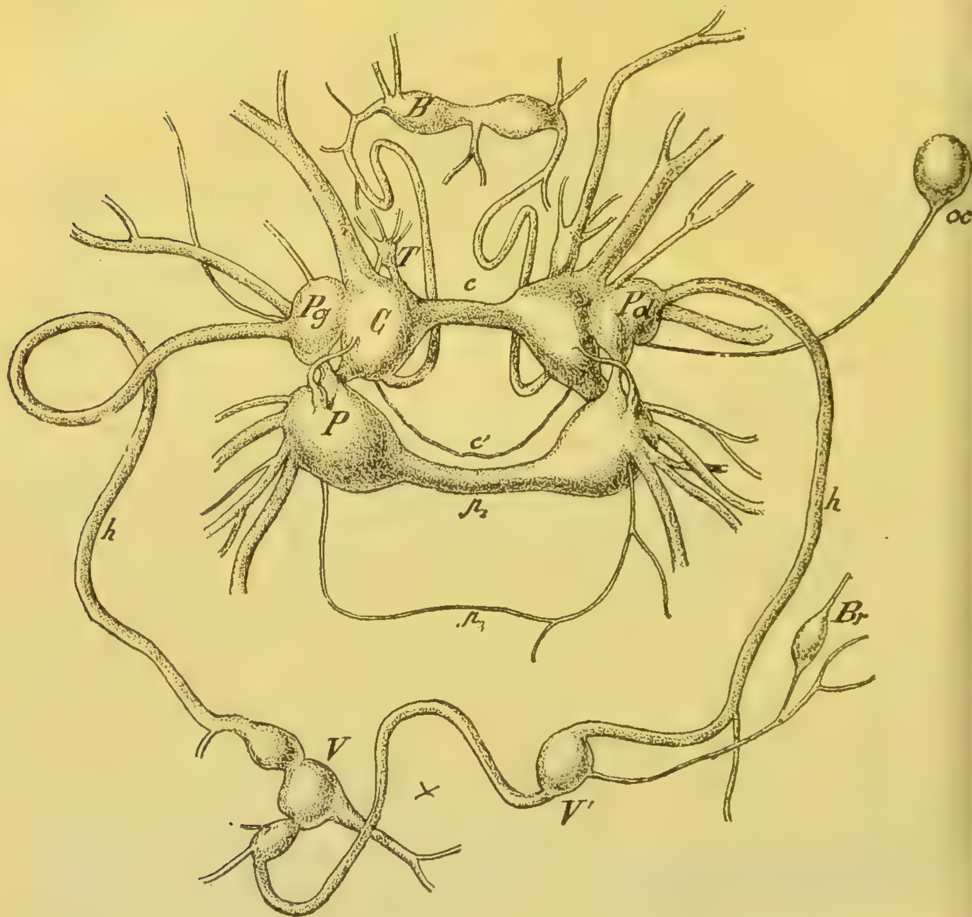


Fig. 405. — Système nerveux de *Bulla hydatis.* — C, ganglions cérébroïdes ; P, g. pédieux ; P*g*, P*d*, g palléaux droit et gauche ; V, V', g. viscéraux ; B, g. buccaux : T, g. tentaculaire ; B*r*, g. branchial ; *c*, commissure cérébroïde ; *c'*, commissure cérébroïde inférieure ; p_1, p_2, les deux commissures pédieuses ; *h*, commissure viscérale ; *oc*, œil (Vayssière).

pas poussée aussi loin, le système nerveux forme un double collier très serré autour de l'œsophage. Il y existe en général cinq ganglions viscéraux (1), dont quatre disposés symétriquement deux à deux, et le cinquième impair.

Système nerveux des Ptéropodes. — Le système nerveux des

(1) De Lacaze-Duthiers, A. Z. E., t. Ier, 1872. — Leydig, A. M. A., t. Ier, 1865. — Pour l'*Hélix* et la Limnée, Böhmig, Leipzig, 1883.

Ptéropodes est à peu près semblable à celui des Tectibranches : les ganglions cérébroïdes sont éloignés des deux autres groupes de ganglions, tandis que les ganglions pédieux sont au contraire assez voisins des ganglions palléaux, surtout chez les *Gymnosomes*, dont les centres sont peu concentrés ; leurs ganglions cérébroïdes rapprochés, et leurs ganglions palléaux tangents aux ganglions pédieux, les rapprochent particulièrement des Aplysies. Au contraire les *Thécosomes* ont le système nerveux très concentré ; les ganglions palléaux sont entièrement fusionnés avec les cérébroïdes, eux-mêmes en contact avec les ganglions pédieux et les ganglions viscéraux ; il n'y a plus de triangle latéral, les ganglions cérébroïdes sont très écartés l'un de l'autre ; ces divers caractères rapprochent les Thécosomes des Bullidés. Cette double affinité des Ptéropodes a conduit Pelseneer à scinder entièrement le groupe, dont il rattache une partie aux Bullidés (*Céphalaspidés*), l'autre aux Aplysies (*Anaspidés*).

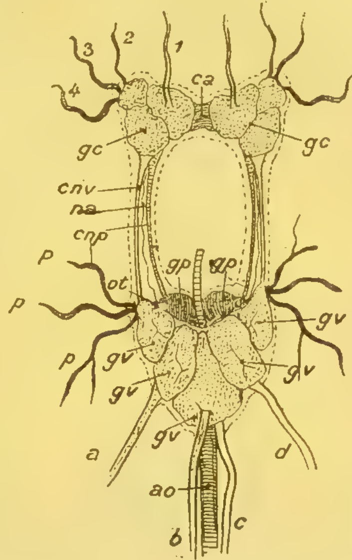


Fig. 406. — Système nerveux central de l'*Helix Pomatia*. — *gc*, ganglions cérébroïdes, trilobés ; *gp*, ganglions pédieux ; *gv*, ganglions viscéraux ; *ca*, commissure cérébroïde ; *cnp*, connectif cérébro-pédieux ; *cnv*, connectif cérébro-viscéral ; 1, connectif cérébro-buccal ; 2, nerfs labiaux ; 3, nerfs olfactifs (petits tentacules) ; 4, nerfs optiques (grands tentacules) ; *na*, nerf auditif ; *ot*, otocyste ; *p*, nerfs pédieux ; *a*, *b*, *c*, *d*, nerfs viscéraux ; *ao*, aorte (Girod).

L'orthoneurie s'explique dans ces groupes d'une façon assez simple. Chez les Opisthobranches, la torsion est peu prononcée et n'est pas poussée assez loin pour influer sur le système nerveux. La question ne se pose même pas pour les Nudibranches. Enfin, chez les Pulmonés, la torsion est complète et aurait pu influer sur la commissure viscérale ; l'orthoneurie trouve une explication suffisante dans la concentration extrême du système. La chiastoneurie suppose nécessairement une longueur relativement grande dans les filets nerveux qui unissent les uns aux autres les ganglions de la commissure viscérale. Le premier effet de leur raccourcissement est précisément la suppression de cette chiastoneurie et la régularisation de la symétrie du système.

Système nerveux du Dentale. — Suivant de Lacaze-Duthiers, le système nerveux du Dentale serait réduit, comme il l'est chez la majorité des Lamellibranches, à trois paires de ganglions : les ganglions cérébroïdes, pédieux et viscéraux, les premiers étant unis aux autres par des connectifs. Il existerait donc deux colliers sans triangles latéraux. Mais les recherches de Plate ont montré

qu'il existe réellement deux ganglions palléaux, mentionnés par de Lacaze-Duthiers comme deux renflements dépendant du cer-

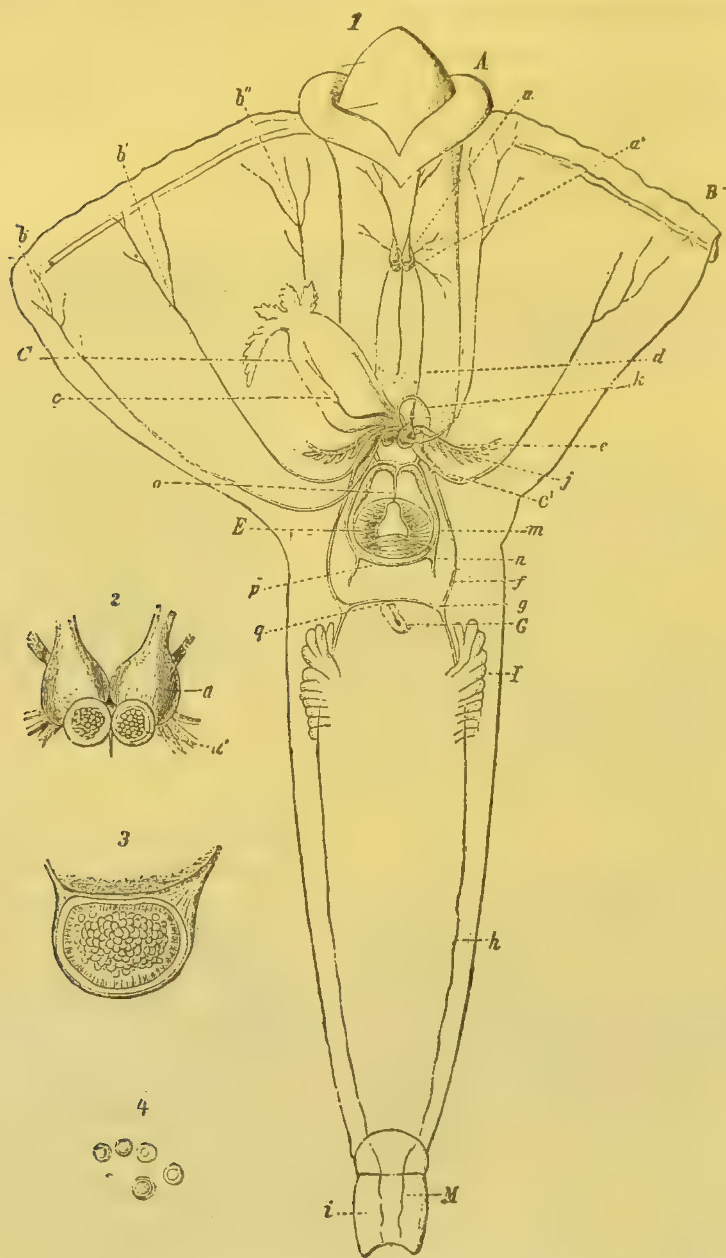


Fig. 407. — 1, Système nerveux du Dentale. — A, pied; B, manteau fendu longitudinalement et étalé; C, bulbe buccal; E, estomac; G, anus; I, lobes du foie; M, pavillon ou orifice postérieur du manteau. — *a*, g. pédieux; *a'*, otolithes; *b*, *b'*, *b''*, nerfs palléaux; *c*, nerf buccal; *c'*, ganglion palléal; *d*, connectif cérébro- et palléo-pédieux, soudés; *e*, nerf tentaculaire; *f*, commissure viscérale; *g*, ganglion viscéral; *h*, nerf respiratoire allant jusqu'au pavillon M en *i*; *j*, g. cérébroïde; *k*, origine du sympathique; *l-p*, système nerveux stomato-gastrique; *q*, commissure viscérale.
2, Ganglions pédieux (*a*), grossis, avec les otocystes (*a'*). — 3, Un otocyste très grossi. — 4, Des otolithes isolées (De Lacaze-Duthiers).

veau, d'où partent les nerfs palléaux et la commissure viscérale (fig. 407, c'). Ils ont donc bien les connexions des ganglions palléaux des Gastéropodes. De plus, Plate a reconnu par les coupes l'existence du connectif palléo-pédieux. Il est soudé sur la plus grande partie de son trajet avec le connectif cérébro-pédieux ; mais il s'en détache, avant de se terminer, et se rend au ganglion palléal. Nous verrons que c'est la disposition réalisée chez les Nucules.

Système nerveux des Lamellibranches (1). — Le système nerveux est, chez les Lamellibranches, beaucoup plus simple à décrire que chez les Gastéropodes (fig. 408). Il existe trois paires de ganglions :

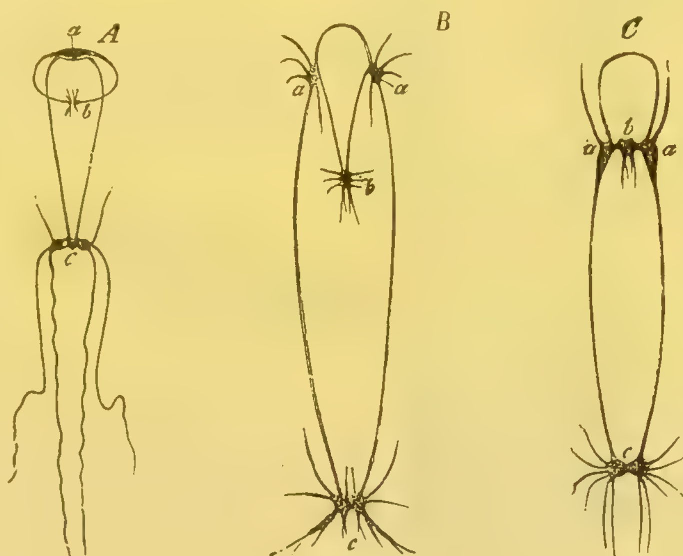


Fig. 408. — Système nerveux des Lamellibranches. — A, *Teredo* ; B, *Anodonta ;* C, *Pecten.* — *a*, ganglions cérébroïdes ; *b*, ganglions pédieux ; *c*, ganglions viscéraux.

deux ganglions cérébroïdes (*a*), deux ganglions pédieux (*b*) et deux ganglions viscéraux (*c*). Les deux ganglions de chaque paire sont unis par une commissure, et le ganglion cérébroïde de chaque côté est uni aux deux autres. Il y a donc deux colliers : l'un cérébro-pédieux, l'autre cérébro-viscéral. Mais *il n'existe pas de triangle latéral.* De plus il n'y a pas de ganglions buccaux, et par suite de troisième collier.

La disparition du triangle latéral est facile à expliquer. D'après Spengel, en effet le ganglion sus-œsophagien serait équivalent à la fois au ganglion cérébroïde et au ganglion palléal des Gastéropodes. Dans ces conditions, les connectifs cérébro-pédieux et palléo-pédieux se sont soudés en un seul. On s'expliquerait alors

(1) Duvernoy, *Mémoires de l'Ac. des Sc.*, t. XXIV, 1854.

la disparition du triangle latéral. Pelseneer a en effet trouvé des stades incomplets de cette fusion dans les types archaïques : Chez les Nuculidés (fig. 418) et les Solenomyidés le connectif cérébro-pédieux (*5*) se bifurque près du cerveau, une des branches (*15*)

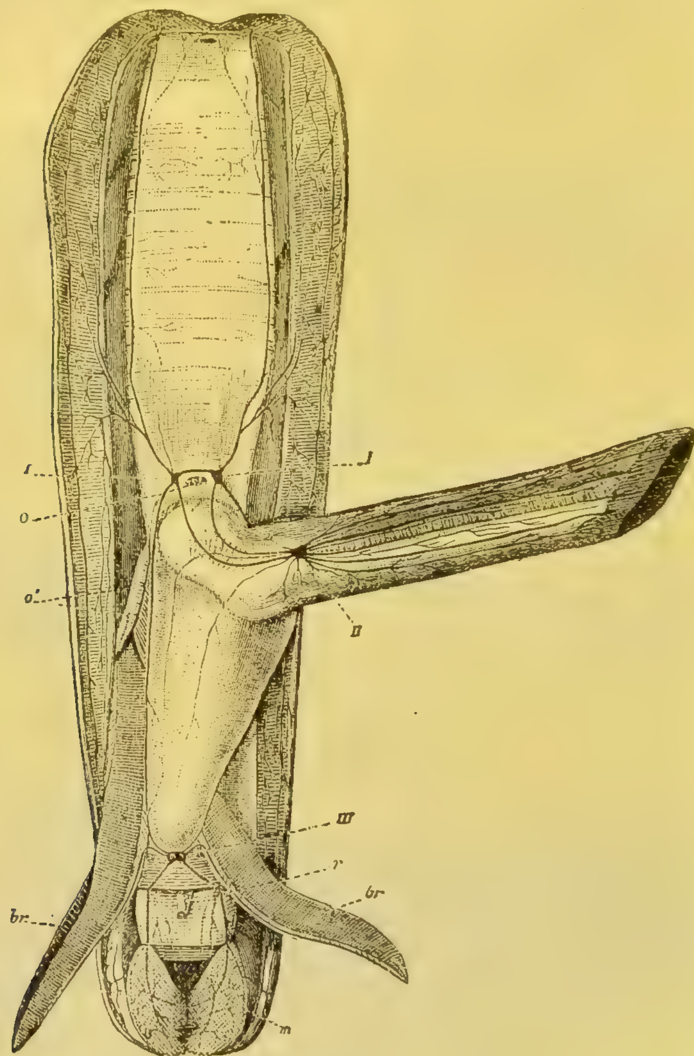


Fig. 409. — Anatomie et système nerveux du *Solen*. L'animal est sur le dos ; le manteau a été fendu, et les branchies et le pied un peu déplacés. — *o*, bouche ; *r*, rectum ; *br*, branchie ; *o'*, palpes labiaux ; *m*, muscles des siphons avec leurs nerfs et leurs ganglions accessoires. — I, ganglions cérébroïdes ; II, g. pédieux ; III, g. viscéraux (Blanchard).

aboutit au centre cérébral ; l'autre (*4*) à un petit ganglion (*3*), adjacent à celui-ci, maïs à l'origine de la commissure viscérale. Il correspond par conséquent au ganglion palléal. Même dans les formes où il n'existe plus qu'une masse cérébro-palléale, on peut retrouver les traces des deux parties originelles. Le système nerveux des Lamellibranches rentre donc dans le cas général.

Les ganglions cérébroïdes (fig. 409, *I*) sont en général assez petits, à cause de la réduction de la tête. Ils sont placés sur les côtés de l'œsophage et réunis par une longue commissure dorsale. Parfois pourtant (Taret) ils sont rapprochés de la ligne médiane (fig. 408 A).

Les ganglions pédieux, éloignés des cérébroïdes, toujours rapprochés l'un de l'autre, sont généralement plongés au milieu des tissus du pied (fig. 409, *II*). Ce n'est que rarement (*Pecten*) et lorsque le pied se rapproche de l'œsophage, qu'ils se rapprochent des ganglions cérébroïdes (fig. 408 C). Ils manquent dans l'Huître, où le pied fait défaut, mais le collier pédieux existe toujours.

Les ganglions viscéraux sont aussi soudés en une masse (fig. 409, *III*) placée au bord inférieur du muscle postérieur, toujours très loin des ganglions cérébroïdes. D'autres ganglions accessoires peuvent apparaître, notamment à la base des branchies et des siphons, lorsque ces derniers présentent un fort développement. Mais ce sont des ganglions surnuméraires, et sortant du cadre général.

Système nerveux des Céphalopodes (1). — Le système nerveux des Céphalopodes est remarquable par la concentration autour de la tête et par le développement considérable des parties du système nerveux central (fig. 410). Elles forment une masse enfermée dans une capsule cartilagineuse protectrice, incomplète chez les Tétrabranchiaux ; les ganglions ne s'y distinguent que sous forme de renflements séparés par des sillons. On peut distinguer ainsi plusieurs parties : la partie située au-dessus de l'œsophage (*C*) correspond évidemment aux ganglions cérébroïdes des autres Mollusques. La partie sous-œsophagienne est divisée par deux sillons en trois parties : la plus antérieure (*P*) innerve les bras (*g. brachial*) ; la portion moyenne (*P'*) innerve l'entonnoir ; la postérieure, le manteau et les viscères (*V*). Les homologies sont faciles à définir : la portion postérieure représente les ganglions viscéraux ; la portion moyenne les ganglions pédieux ; les ganglions brachiaux sont des ganglions *pro-pédieux* résultant de l'individualisation d'une partie des ganglions pédieux. Ce phénomène est dû au développement pris par les bras, qui sont de nature pédieuse. On trouve un phénomène analogue chez la Natice, où un lobe du pied recouvre la tête ; l'individualisation n'existe pas d'ailleurs chez le Nautile, elle est très faible chez les Octopodes ; elle n'est bien nette que chez les Décapodes, et même seulement à l'état adulte. Latéralement, chaque ganglion cérébroïde est en

(1) Chéron, A. S. N. 5e série, t. V, 1866.

contact avec le ganglion pédieux et le ganglion viscéral; un petit

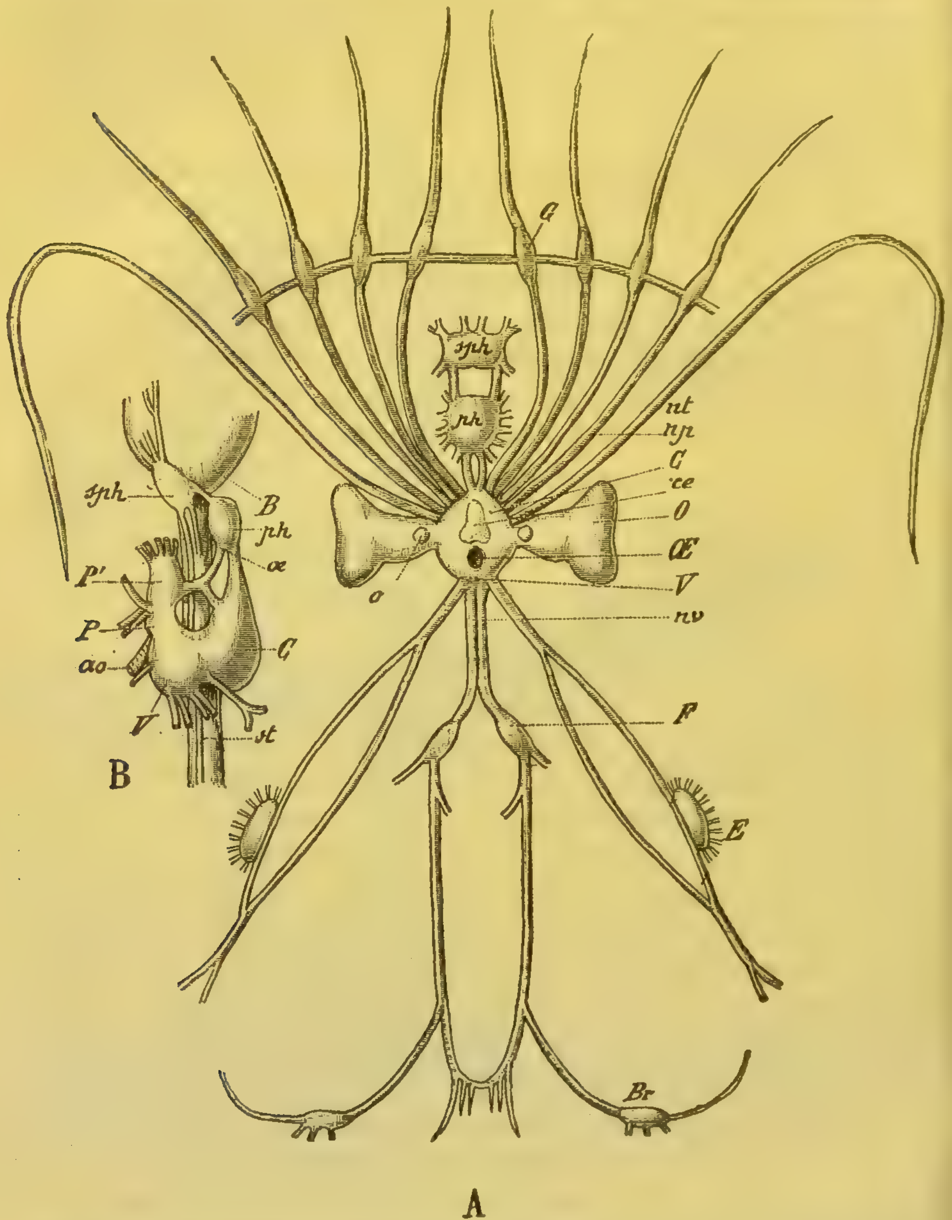


Fig. 410. — Système nerveux de *Sepia officinalis*. — C, portion sus-œsophagienne de la masse nerveuse ; *ce*, renflement cérébral ; O, ganglion optique ; OE, orifice servant de passage à l'œsophage ; V, portion viscérale de la masse nerveuse ; *o*, otolithe ; *nv*, nerfs viscéraux ; F, ganglions fusiformes ; E, ganglions étoilés ; B*r*, ganglions branchiaux ; *np*, nerfs pédieux ; G, leurs ganglions réunis par une commissure circulaire ; *nt*, nerfs des bras tentaculaires ; *ph*, ganglions pharyngiens ; *sph*, ganglions buccaux. B, le même vu de profil ; *oe*, œsophage ; *ao*, aorte ; P, ganglions pédieux ; P' ganglions en patte d'oie ; B, g. buccaux ; *st*, stomato-gastrique ; le reste comme ci-dessus (Chéron).

espace libre ménagé entre les trois ganglions représente le triangle latéral.

Les ganglions cérébroïdes sont unis en une seule masse, le *cerveau*, où on peut distinguer plusieurs lobes, résultat de la division du travail physiologique. Il donne naissance aux nerfs des organes des sens, parmi lesquels les nerfs optiques se distinguent par leur volume. En avant du cerveau, se trouvent deux masses ganglionnaires : l'une, au-dessous de l'œsophage, est formée par la coalescence des *ganglions buccaux* (*sph*) ; l'autre au-dessus est formée par l'union de deux *ganglions pharyngiens* (*ph*). Ces masses sont unies entre elles et au cerveau par des connectifs pairs.

Ainsi se constitue le troisième collier œsophagien.

Les ganglions pro-pédieux innervent les bras, ils donnent à chacun d'eux un gros nerf qui s'étend jusqu'à son extrémité. Ces nerfs sont disposés à leur origine en deux paquets symétriques correspondant à chacun des ganglions, et leur disposition a valu à ces derniers le nom de *ganglions en patte d'oie.*

A une certaine distance, chaque nerf brachial présente un ganglion. Ces ganglions sont unis aux ganglions voisins par des commissures transversales, dont l'ensemble forme une couronne complète, contenue dans la membrane unissant la base des bras.

L'entonnoir reçoit aussi des nerfs des ganglions pédieux proprement dits.

Les ganglions viscéraux envoient : 1° des nerfs palléaux, dont deux, très volumineux, se terminent dans le manteau par un gros *ganglion étoilé* (*E*), qui doit son nom aux nombreux nerfs qui en partent dans toutes les directions pour innerver le manteau ; 2° deux nerfs viscéraux (*nv*), destinés à l'innervation des principaux viscères, les branchies, les cœurs, les vaisseaux, les reins, les organes génitaux. Ils présentent sur leur trajet de petits renflements ganglionnaires, tels que les *ganglions fusiformes* (*F*), les *ganglions des cœurs branchiaux*. Ils s'unissent enfin après avoir donné un filet, courant le long du vaisseau branchial afférent.

Les *ganglions buccaux*, que nous avons décrits plus haut, peuvent être considérés comme faisant partie d'un système nerveux accessoire, destiné à l'innervation du tube digestif, et correspondant au grand sympathique. C'est le *stomato-gastrique.*

Le ganglion buccal est, en effet, relié par un long cordon nerveux à un *ganglion stomacal*, situé entre le gésier et l'estomac spiral. C'est lui qui innerve le foie et la plus grande partie du tube digestif.

Le Nautile, seul représentant actuel des *Tétrabranchiaux*, a un système nerveux qui, par tous ces caractères, témoigne de la haute antiquité de ce groupe. La portion centrale n'est pas pro-

tégée par un cartilage cranien. Elle ne présente pas de ganglions nettement distincts, mais de simples bandelettes se distinguant mal des commissures ou des nerfs qui y aboutissent.

Le plan général est d'ailleurs le même et ne demande pas une description nouvelle. La bandelette cérébroïde donne des nerfs aux organes des sens. La bandelette pédieuse en donne à l'entonnoir et aux nombreux tentacules. Les nerfs destinés à ces derniers sont disposés en plusieurs paquets, à la base desquels existent souvent des ganglions. Enfin la bandelette viscérale donne de nombreux *nerfs palléaux* et deux *nerfs branchiaux* destinés aux branchies, à l'appareil circulatoire et aux organes génitaux.

Le *stomato-gastrique* se réduit aux deux *ganglions buccaux*, reliés au cerveau par deux connectifs, présentant sur leur trajet un petit *ganglion pharyngien*.

§ 9. — *Organes des sens.*

A. — Organes de la vue.

Les organes de la vue, chez les Mollusques, présentent une histoire remarquablement intéressante au point de vue de l'anatomie comparée, par les divers degrés de complication progressive qu'elle nous offre. Ils sont surtout connus, grâce au remarquable travail synthétique de W. Patten (1), auquel nous avons déjà eu recours à propos des Arthropodes; c'est également d'après ses idées que ce chapitre a été écrit.

Yeux des Lamellibranches. — Nous étudierons d'abord les *Lamellibranches* où se trouvent les cas les plus simples. On n'avait jusqu'ici décrit d'yeux véritables que dans les *Arches* et les *Pecten*, où ils sont disposés en grand nombre sur les bords du manteau. Cependant des observations récentes, notamment celles de B. Sharp, avaient montré que beaucoup de Lamellibranches sont sensibles à la lumière, et ferment leurs valves par exemple, lorsqu'on leur cache la lumière du soleil. Ces animaux possèdent en effet des yeux véritables, qu'on peut considérer comme représentant le type le plus simple des organes visuels chez les Mollusques. Ils sont épars sur toutes les parties du corps du Mollusque exposées à la lumière, notamment sur les bords du manteau et les siphons, mais ils ne sont nullement visibles à l'œil nu.

La constitution de ces yeux est tout fait analogue à ce que

(1) Patten, *Eyes of Molluscs and Arthropods*, M. S. Neapel, t. VI, 1886.

nous avons appelé les yeux élémentaires des Arthropodes. On peut également les appeler des *ommatidies* (fig. 411). Chaque ommatidie se compose d'un groupe de cellules incolores impressionnables, les *rétinophores*, entourées par une couronne de cellules pigmentées, les *rétinules*.

Les rétinophores sont au nombre de deux. Mais très généralement elles se fusionnent en un seul corps, parfois incomplètement. Lorsque la fusion est complète, l'un des noyaux dégénère (nrf^2) et peut même disparaître. Entre les deux rétinophores pénètre une fibre nerveuse (*axn*). Après la fusion des deux cellules, elle devient intracellulaire, et constitue la *fibre axiale*.

Les rétinules, au nombre de quatre à six, ne sont jamais doubles, et ne contiennent pas de fibre axiale; mais entre elles, se trouvent des filets nerveux intercellulaires (*nf*).

Toutes les cellules de l'ommatidie s'attachent par un petit pédicule à la membrane basilaire de l'épithélium (*bm*); elles peuvent également toutes se terminer par une cuticule où on distingue deux couches : l'une anhiste, la *cuticule cornéenne*, dépourvue de filets nerveux, l'autre plus profonde, constituant la terminaison des cellules sous-jacentes. C'est la *cuticule rétinidienne*. Dans cette dernière portion viennent se terminer les dernières ramifications ou *rétinidium* des nerfs, aussi bien dans les rétinophores que dans les rétinules. Mais dans les premières, c'est le rétinidium de la fibre axiale, dans les secondes ceux des fibres intercellulaires. Tel est le premier stade de différenciation de l'œil. C'est la seule forme qui existe chez la plupart des Lamellibranches.

Mais dans un petit nombre de genres, la différenciation devient plus avancée; les ommatidies se groupent en grand nombre côte à côte, et cette collection constitue des yeux véritables, qu'on peut remarquer facilement sur tout le pourtour du manteau. Ces yeux peuvent se présenter sous trois types différents :

1° Les *yeux pseudo-lenticulaires* qui ne se trouvent que dans le genre *Arca;* ils sont épars, au nombre de 200, sur le pli ophthalmique du manteau. Ce sont simplement des groupes d'ommatidies juxtaposées, mais dans lesquelles la cuticule et les éléments rétinidiens ont pris un grand développement; leur ensemble forme une lentille biconvexe, saillant légèrement à l'extérieur et repoussant devant elle intérieurement les éléments optiques, dont l'ensemble prend la forme d'une coupe peu profonde;

2° Les *yeux à facettes* qui existent aussi chez les Arches et constituent les seuls organes visuels des *Pectunculus*. Ils sont tout à fait identiques aux yeux composés des Arthropodes (fig. 411, B). Les

rétinules (au nombre de huit) ont perdu leur cuticule rétinidienne; au contraire, celle des rétinophores s'est développée considérablement et forme au-devant de la cellule sensible un bâtonnet très réfringent; il ne constitue pas seulement un appareil dioptrique, comme on l'a cru longtemps; le rétinidium du nerf axial y est encore contenu, et en fait un organe sensible au même titre que le bâtonnet des Vertébrés.

Ces différents bâtonnets, avec la couche cornéenne correspon-

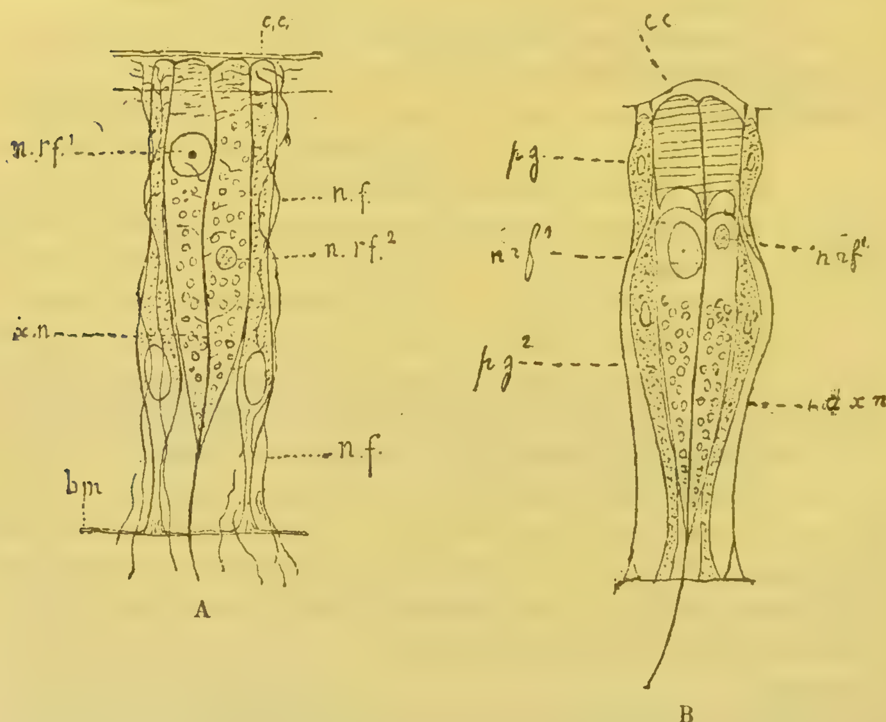


Fig. 411. — A, une ommatidie isolée d'un Mollusque; *cc*, cuticule cornéenne; *nrf*, noyau nucléolé du rétinophore; *nrf*¹, son noyau avorté; *axn*, nerf axial; *nf*, fibres nerveuses; *bm*, membrane basale (Patten).
B, Ommatidie d'un œil composé d'*Arca* ou de *Pectunculus*. — Les rétinules *pg* et *pg*¹ ont perdu leur bâtonnet et servent seulement à protéger le bâtonnet des rétinophores; mêmes lettres (Patten).

dante, sont individualisés, et l'ensemble de l'œil, vu extérieurement, apparaît comme formé de facettes hexagonales contiguës, comme chez les Artropodes.

3° Les *yeux invaginés* constituent le dernier groupe. Chacun d'eux n'est à proprement parler qu'un groupe d'ommatidies qui s'est enfoncé en forme de coupe plus ou moins profonde dans les téguments. C'est à cet état de simplicité schématique qu'ils restent dans l'*Arche*, et, chaque ommatidie étant constituée comme dans le type précédent, une épaisse cuticule rétinidienne tapisse chacune des coupes.

Mais chez le *Pecten* (fig. 412), le *Spondyle*, et, bien qu'à un plus faible degré, chez le *Cardium*, la complication est plus grande. L'œil est porté au sommet d'un petit pédoncule. La coupe se ferme entièrement, et l'œil prend, comme chez les Vertébrés, la forme d'un globe, dont la paroi est primitivement constituée partout par des ommatidies juxtaposées. L'hémisphère extérieur s'invagine dans l'autre, de façon à réduire la cavité de la sphère, qui présente alors l'aspect d'une coupe à double paroi. Les ommatidies de la paroi antérieure conservent la constitution typique, et leur ensemble forme une rétine. Mais on comprend d'après leur position, que montre bien la figure 412, que les éléments rétiniens au lieu d'être droits et de tourner leurs bâtonnets vers la

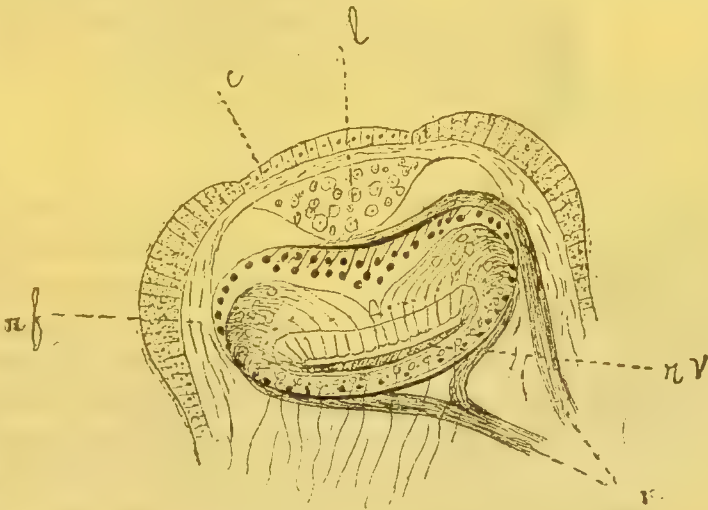


Fig. 412. — A, coupe schématique d'un œil de *Pecten* dans les derniers stades de son développement. — *c*, cornée; *l*, cristallin cellulaire; *rf*, rétinophores tournés vers l'intérieur; *rv*, corps vitré, au-dessus de la couche argentée ; *n*, les deux branches du nerf optique (Patten).

lumière, comme chez tous les Invertébrés, sont renversés, et tournent leurs bâtonnets en sens inverse. Nous verrons que cela se passe toujours ainsi chez les Vertébrés. C'est *le seul cas* analogue qu'on ait signalé avec netteté chez les Invertébrés.

Au contraire les ommatidies de la paroi postérieure de la coupe se sont notablement modifiées; les rétinophores ont disparu à peu près, les rétinules au contraire se sont développées, et cette couche postérieure s'est transformée en un tapis coloré en rouge, et terminé en avant par une *couche argentée*, qui donne des reflets irisés.

Ce qui reste de la cavité de la vésicule optique est occupé par une substance hyaline, anhiste, sécrétée sans doute par les cellules de la couche argentée.

A ces parties essentielles de l'œil, s'ajoutent des parties accessoires qui complètent la ressemblance avec l'œil des Vertébrés:

1° L'épiderme, qui a donné naissance par invagination à la vésicule optique, s'est refermé au-dessus de celle-ci, et, jointe au tissu conjonctif sous-jacent, elle a formé une *cornée transparente* qui limite l'œil en avant;

2° Entre celle-ci et la coupe optique s'est développée aux dépens du mésoblaste une masse lenticulaire hyaline, qui joue le rôle de cristallin, et qui est formée de cellules polyédriques au centre, mais lamellaires à la périphérie. La présence de ce cristallin cellulaire est encore une exception unique chez les Invertébrés;

3° Enfin, le tissu conjonctif qui entoure la coupe optique, particulièrement dans le voisinage de la cornée, est fortement pigmenté, sauf en son centre. Il joue le rôle d'iris.

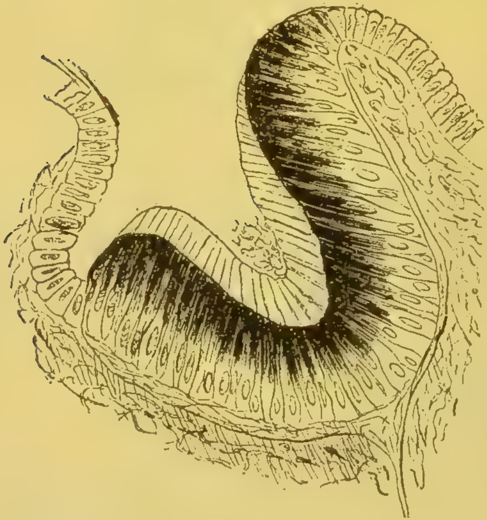


Fig. 413. — Coupe transversale de l'œil de *Patella rota* (Hilger).

Telle est cette structure, si hautement différenciée, qu'on a de la peine à l'expliquer chez des animaux aussi peu élevés en organisation que les Lamellibranches. On ne retrouve son égale que chez les Vertébrés, où l'œil, à quelques différences près, est constitué de semblable façon.

Les nerfs optiques des Lamellibranches sont tous des rameaux du nerf circumpalléal. Après avoir traversé le pédoncule oculaire, ils se divisent en deux branches : l'une aborde par un de ses côtés la rétine, la contourne et ses fibres se distribuent sur sa face antérieure, pour se terminer dans les fibres axiales des rétinophores; l'autre se rend aux parties accessoires de la membrane rétinienne.

Yeux des Gastéropodes (1). — Les *Gastéropodes* possèdent tous des yeux. Mais ceux-ci sont, en général, tout à fait localisés. Ils sont au nombre de deux, à la base des tentacules, sauf chez les Pulmonés Stylommatophores, où ils sont portés à l'extrémité des tentacules postérieurs. Ils appartiennent toujours au type des yeux invaginés.

(1) Carrière, *Sehorgane der Thiere*, Leipzig, 1885.

Nous rencontrons encore ici les deux variétés de ce type, signalées plus haut. Dans les espèces inférieures (*Diotocardes* et *Hétérocardes*) c'est une simple coupe, dont le fond est occupé par des ommatidies ordinaires (fig. 413). La portion cuticulaire se divise en deux couches, l'une extérieure, résistante, la *cornée*, l'autre, interne, molle et presque liquide, le *corps vitré*.

Dans les types plus élevés, la coupe se transforme en une vésicule close (fig. 414), mais la complication n'atteint pas à beaucoup près ce que nous venons de voir chez le Pecten. La vésicule reste sphérique, et les ommatidies postérieures seules sont

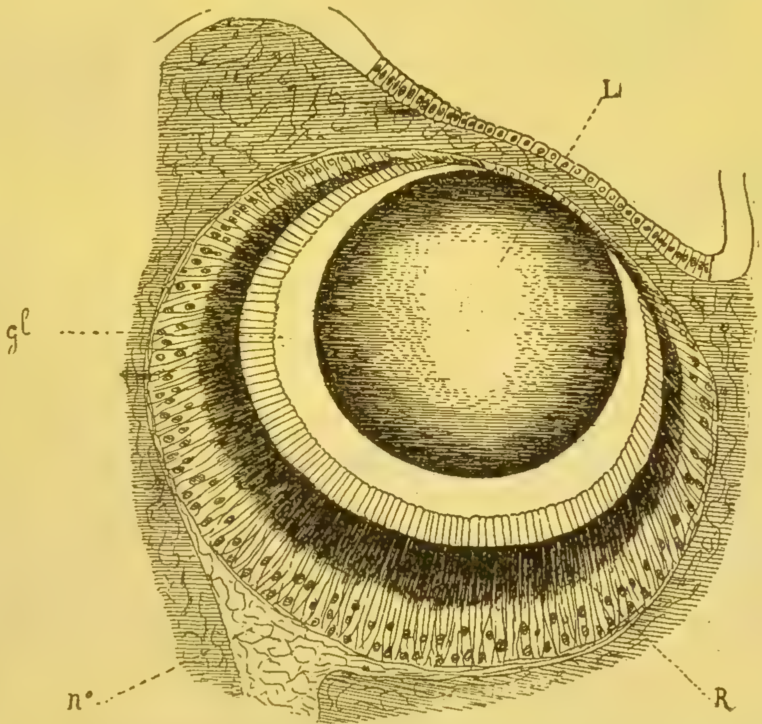


Fig. 414. — Œil de *Murex brandaris*, coupé longitudinalement. — L, cristallin; *Gl*, corps vitré ; R, rétine ; *n°*, nerf optique (Hilger).

parfaitement développées ; elles sont droites et tournent leur bâtonnet vers la lumière. Les cellules de la partie antérieure de la vésicule sont au contraire plates et transparentes (*couche transparente*).

L'intérieur de la vésicule est rempli par une substance hyaline, le *corps vitré* (*gl*), tout à fait anhiste. Hilger a décrit en outre une lentille sphérique, jouant le rôle de *cristallin*, mais dépourvue de structure (*L*). Ce n'est qu'une portion condensée du corps vitré. Chez les Stylommatophores, elle occupe toute la cavité de la vésicule. En avant de l'œil, l'exoderme s'est refermé, et constitue une *cornée transparente*.

D'après Bergh, certaines espèces d'*Oncidium* posséderaient sur le dos de nombreux tentacules, qui porteraient chacun deux ou trois yeux, disposés à peu près comme chez le *Pecten*.

Organes sensoriels des plaques calcaires des Chitons (1). — Jusqu'à ces dernières années on considérait les Chitons comme totalement dépourvus d'organes visuels. En 1865, Moseley a découvert, dans le *Schizochiton incisus*, des yeux encastrés dans les plaques calcaires qui forment le test. Ces organes ont été retrouvés par lui dans plusieurs genres (*Acanthopleura*, *Corephium*, *Enoplochiton*, etc.). Ils manquent chez les Chitons indigènes. Leur structure est assez complexe et se rattache à celles des yeux invaginés ; ils sont munis d'une lentille cristallinienne et recouverts d'une cornée calcaire. Leur nombre et leur disposition varient et peuvent servir de caractères dans la systématique. Il peut en exister plus de trois mille sur une même plaque (plaque antérieure de *Corephium aculeatum*).

Au point de vue morphologique, Moseley les considère comme résultant de la transformation d'autres organes papilliformes, bien plus nombreux et présents chez tous les Placophores. Ce sont très probablement des papilles tactiles, éparses sur toute la surface de la plaque, et se présentant sous deux formes, qui diffèrent surtout par leurs dimensions. Ce sont les *mégalæsthètes* et les *micræsthètes*. Chacune des premières reçoit un nerf, émané d'un riche plexus nerveux plongé dans la plaque; les petites papilles paraissent sous la dépendance des grandes, et reçoivent leurs nerfs de ces dernières. Les yeux ne diffèrent pas par leurs connexions des mégalæsthètes ; ils reçoivent leurs nerfs du même plexus et commandent aussi à de petites papilles. Toutes ces parties nerveuses sont logées dans des canaux parcourant l'épaisseur de la plaque.

Les Ptéropodes possèdent des yeux placés sur les tentacules; mais leur structure n'est pas connue.

Ces organes manquent chez le Dentale.

Yeux des Céphalopodes (2). — L'œil du Nautile (fig. 415 A) est construit sur le type des yeux invaginés des Arches et des Gastéropodes. Il est porté au sommet d'un pédoncule conique, et a la forme d'une coupe, mais celle-ci est presque fermée et ne communique avec l'extérieur que par un orifice étroit.

Dans les autres Céphalopodes, les yeux, énormes, sont plongés dans les parois de la tête et à peine saillants au dehors (fig. 416). Ils sont logés dans une capsule cartilagineuse (*co*), dans laquelle le nerf optique pénètre par un orifice situé à la partie postérieure. Un coussinet graisseux (*n*) sépare l'œil de la capsule et facilite les glissements.

L'œil a, comme chez les Gastéropodes supérieurs, la forme d'une vésicule close, dont la partie postérieure est formée par la rétine, de structure analogue à celle des Gastéropodes. La portion antérieure de la vésicule est constituée par des cellules plates

(1) Moseley, Q. J., t. XXV, 1885.
(2) Grenacher, *Abhandl. Nat. Gesellsch. Halle*, t. XVI, 1884.

hyalines (fig. 415 C, *co. ep*), et au-devant de celles-ci, séparé par une mince couche de tissu conjonctif, se trouve l'exoderme re-

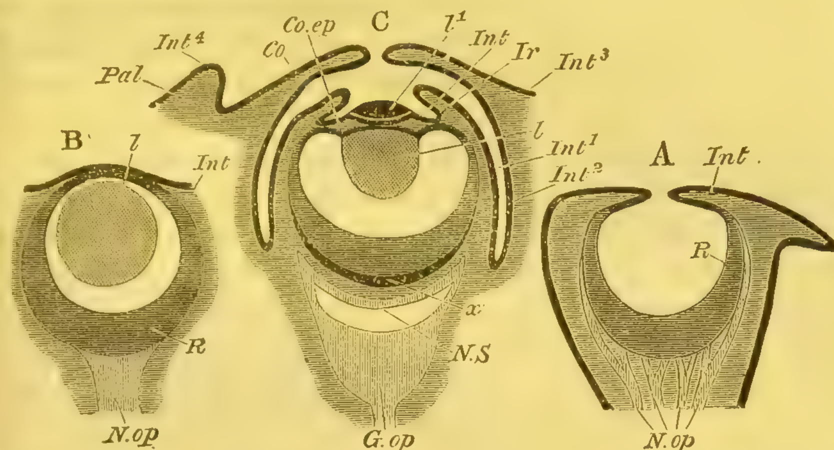


Fig. 415. — Œil des Céphalopodes. — A, schéma de l'œil invaginé du Nautile : N*op*, nerf optique ; R, rétine tapissant le fond de la coupe ; *o*, orifice de celle-ci ; *Int*, tégument. — B, schéma de l'œil d'un Gastéropode : *l*, lentille. — C, schéma de l'œil d'un Céphalopode dibranchial : G*op*, ganglion optique ; NS, épanouissement du nerf optique ; *x*, couche externe de la rétine ; au-dessus la couche interne ; C*o.ep*, épithélium vésiculaire du corps ciliaire ; I*nt*$_1$, son épithélium exodermique ; *l*, l_2, les deux parties du cristallin ; I*r*, repli de l'iris ; C*o*, repli cornéen, incomplètement formé (stade *Ommastrephes*) ; P*al*, repli palpébral ; I*nt*$_1$...$_4$, diverses parties du tégument (Greacher).

fermé (*Int*), qui, chez les Gastéropodes, constituait la cornée. Un

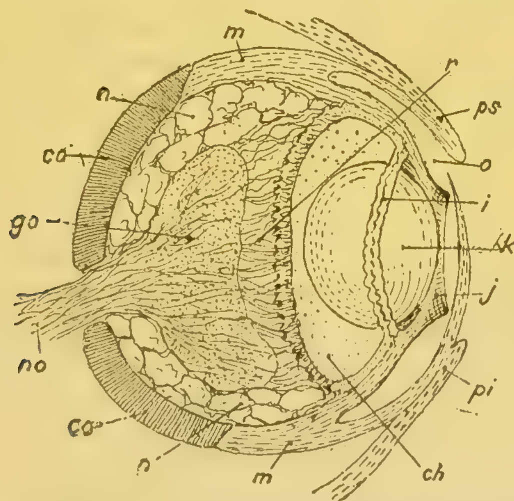


Fig. 416. — Œil du Poulpe : *co*, cartilage oculaire ; *m*, sclérotique ; *n*, coussinet graisseux ; *no*, nerf optique ; *go*, ganglion optique ; *r*, rétine ; *ch*, vésicule optique et corps vitré ; *k*, cristallin ; *i*, corps ciliaire ; *j*, orifice papillaire ; *pi*, *ps*, paupières ; *o*, leur orifice (Girod).

appareil dioptrique se forme en avant de la rétine et sa portion centrale est une lentille anhiste cristallinienne ; mais, tandis que

le cristallin des Gastéropodes était tout entier dans la vésicule, et sécrété entièrement par les cellules qui forment la paroi antérieure de celle-ci, la lentille des Céphalopodes se développe à la fois aux dépens de ces dernières cellules (l) et aux dépens des cellules de la cornée (l_1). C'est donc un corps sphérique traversé par une membrane, dont nous constatons ainsi la véritable signification. Le reste de la vésicule est rempli par le corps vitré.

Outre ces parties fondamentales, l'œil des Céphalopodes se complique par l'apparition d'organes accessoires, identiques à ceux que nous trouverons chez les Vertébrés, et qui doivent porter les mêmes noms. Le tissu conjonctif qui entoure le globe oculaire s'épanouit et forme une membrane protectrice, épaisse et dure, qui continue en avant la capsule cartilagineuse et forme la *sclérotique* (fig. 415, C, *m*).

En avant du cristallin se trouve un repli annulaire (*Ir*) fortement pigmenté, et muni d'un sphincter musculaire. C'est un véritable *iris*, avec une papille ronde ou allongée. Enfin, tout à fait à la partie antérieure, s'est constituée, grâce à un repli annulaire du tégument, s'étendant peu à peu au-devant de l'œil, une *cornée transparente* (*Ca*), limitant l'œil du côté de l'extérieur et formant une *chambre antérieure* en avant du cristallin. Dans un petit nombre de cas (*Ommastrephes*), le repli n'atteint pas tout son développement. Il laisse subsister au centre une ouverture par où l'eau de mer peut entrer dans la chambre antérieure.

Le tout est protégé par un appareil palpébral (*Pal*), variable dans les divers groupes. Chez les Octopodes, la paupière est comparable à un sphincter. Chez les Décapodes, il y a une paupière inférieure mobile comme la paupière supérieure des Vertébrés.

Les nerfs optiques (fig. 415 C, *no*) sont très volumineux ; ils partent du cerveau, et, après avoir percé la capsule cartilagineuse, chacun d'eux se renfle en un gros ganglion optique (*ga*) d'où partent les nerfs aboutissant aux rétinophores.

La rétine semble avoir exactement la même structure que celle des Gastéropodes (Hensen, Grenacher, Bütschli).

B. — Organes de l'ouïe.

Les organes de l'ouïe sont extrêmement répandus dans l'embranchement des Mollusques. Mais leur étude est extrêmement facilitée par la constance absolue de leur constitution. C'est toujours en effet une vésicule, un *otocyste*, formé par des cellules hérissées de soies. Ces cellules sont, au moins en partie, des cellules nerveuses, en relation avec les fibres terminales du nerf

auditif qui arrive à l'otocyste. Elles se cantonnent principalement sur la paroi opposée à celle où pénètre le nerf; elles y forment parfois un bourrelet saillant, qu'on appelle la *tache auditive*. Mais cette formation n'existe que dans les types à locomotion rapide, les Céphalopodes, les Hétéropodes, etc. A l'intérieur de la vésicule, qui est remplie de liquide, se trouve une ou plusieurs otolithes, qui, vibrant sous l'influence des sons extérieurs, viennent frapper les soies et impressionnent les cellules nerveuses.

Les otocystes, en général au nombre de deux, sont presque toujours placés dans le voisinage des ganglions pédieux. Dans les

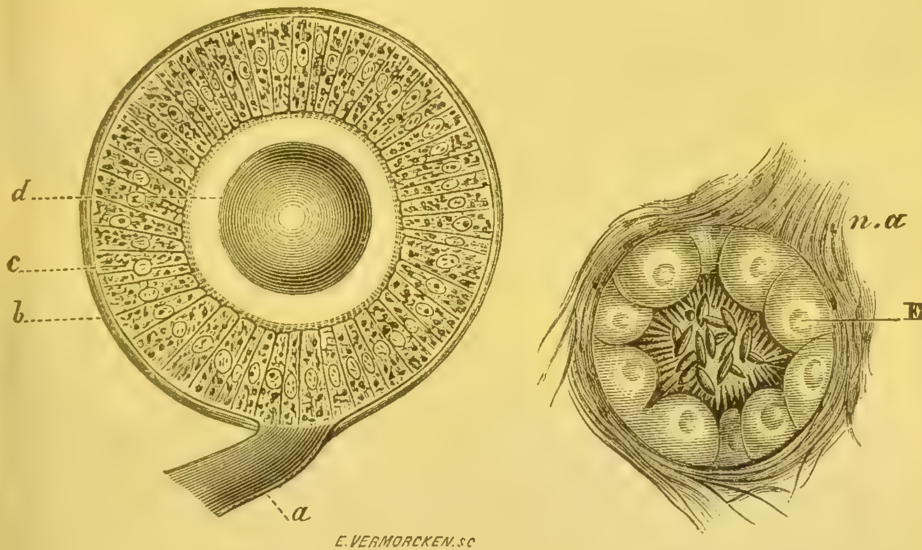


Fig. 417. — Otocystes des Gastéropodes. — A, *Unio : a*, nerf auditif; *b*, tunique conjonctive de l'otocyste ; *c*, cellules auditives ; *d*, otolithe (Leydig). — B, *Clausilia nigricans : na*, nerf auditif; E, cellules auditives. Au centre, les otoconies elliptiques (Lacaze-Duthiers).

Gastéropodes par exemple (1), c'est la position qu'ils occupent chez les Murex, les Natices, les Paludines, les Cyclostomes, etc. Ils peuvent même être attachés à ces ganglions comme c'est le cas des Pulmonés, des Néritines, des Patelles, du Dentale, etc. Mais le nerf acoustique ne fait que traverser le ganglion pédieux ; en réalité, il prend son origine dans le ganglion cérébroïde.

Chez un certain nombre de Gastéropodes, les Hétéropodes par exemple, et les Nudibranches, ils sont placés dans le voisinage du cerveau, et reliés directement à ce dernier.

Les otocystes des Lamellibranches sont aussi innervés par les ganglions cérébroïdes, même dans les genres où ils sont accolés aux ganglions pédieux.

(1) De Lacaze-Duthiers, A. Z. E., t. I, 1872.

Les otocystes des Céphalopodes reçoivent aussi leurs nerfs en apparence du ganglion pédieux, mais en réalité du cerveau. Ils sont logés dans des capsules creusées dans l'épaisseur du cartilage céphalique.

Constamment, l'otocyste est produit par une invagination de l'épiderme, qui se transforme peu à peu en vésicule close.

Chez les Lamellibranches archaïques, l'otocyste reste ouvert à l'extérieur (fig. 418, *12*, *14*). Chez les Céphalopodes et quelques autres types, cette communication persiste longtemps sous forme d'un fin canal. Dans la suite du développement, ces canaux disparaissent sauf une portion qui subsistent sous forme de diverti-

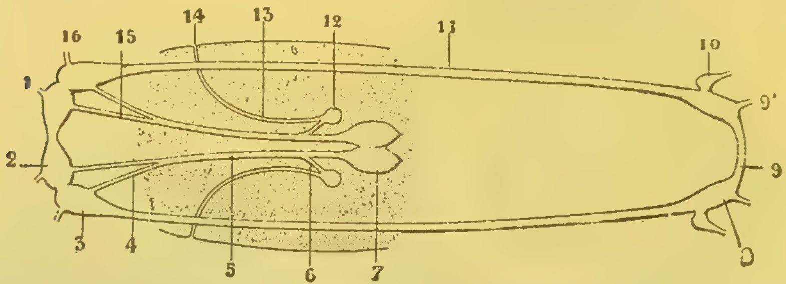


Fig. 418. — Système nerveux central et otocystes de *Nucula*, vus dorsalement. La partie teintée représente le pied. — 1, nerfs des palpes; 2, ganglion cérébroïde ; 3, ganglion palléal ; 4, connectif palléo-pédieux ; 5, connectif pédieux ; 6, nerf auditif ; 7, ganglion pédieux ; 8, ganglion viscéral ; 9, commissure des ganglions viscéraux ; 10, nerf de l'organe de Spengel ; 11, commissure viscérale ; 12, otocyste ; 13, canal otocystique ; 14, son orifice ; 15, connectif cérébro-pédieux ; 16, nerf palléal antérieur (Pelseneer).

cule de l'otocyste (*recessus vestibuli*) ; leurs extrémités se rapprochent sur la ligne médiane et finissent par se toucher.

A l'intérieur de l'otocyste, se trouvent soit des grains de sable, dans le cas des otocystes ouverts, soit une seule (otolithe) ou plusieurs (*otoconies*) concrétions calcaires (Pelseneer). On a voulu les employer dans la systématique, mais leur importance à ce point de vue a été fort exagérée.

C. — Organes des sens inférieurs.

On désigne ainsi, depuis Simroth, le goût, l'odorat et le toucher. Si l'on fait abstraction des *coupes gustatives*, découvertes par Béla Haller dans la cavité buccale des Diotocardes, et qui, par leur position et leur innervation spéciale par les ganglions buccaux, semblent bien réellement des organes de goût, on ne peut distinguer des organes spécialisés en vue de tel ou tel sens.

Toutes les formations de ce genre sont à peu près identiques, sur toute la surface du corps du Mollusque.

Ce sont des cellules neuro-épithéliales, éparses en général au milieu des autres cellules de l'épiderme, et en connexion par leur base amincie avec les filets nerveux du tégument.

Ces cellules peuvent se ramener toujours à deux types différents :

1° Des cellules volumineuses, avec un large plateau, couvert de soies, et décrites chez les Acéphales notamment par Flemming;

2° Des éléments grêles et allongés, n'offrant qu'une portion renflée, tout entière occupée par le noyau, et se terminant par une tête en forme de massue sur laquelle peuvent ou non s'insérer des soies. D'ailleurs les formes dérivant de ces types peuvent varier à l'infini, et ont été décrites sous les noms les plus divers (cellules columnaires, cellules à pinceaux, etc.). Mais on peut trouver les passages entre toutes les formes. Il est donc naturel de les réunir sous la dénomination de *cellules de Flemming*, du nom de l'histologiste qui a le plus contribué à les faire connaître.

Elles peuvent exister dans les points les plus divers du corps, en relation avec le milieu extérieur. Pour en donner une idée, on en a décrit chez les Gastéropodes :

1° Sur les tentacules céphaliques, palléaux et épipodiaux;

2° Sur la collerette latérale des Diotocardes ;

3° Sur le pied et même dans les glandes pédieuses (Sochaczewer);

4° Enfin sur les divers organes du manteau, notamment sur le bord de celui-ci, dans la branchie, parfois dans la glande à mucus, mais surtout dans l'organe olfactif connu sous le nom d'*organe de Spengel* ou de *fausse branchie*, et dont nous avons vu plus haut la morphologie comparée.

Parfois cependant l'organe sensoriel, au lieu de rester diffus, prend une constitution plus différenciée, et forme des papilles qui ont encore été décrites par Flemming (fig. 419). Ce ne sont que des cellules de Flemming associées en un faisceau qui est recouvert par des cellules de soutien plates et larges, nullement nerveuses. L'ensemble constitue un *corpuscule* ovoïde, qui ressemble d'une façon presque complète aux bourgeons du goût des Vertébrés. Flemming incline à les considérer comme tels. Mais leur situation semble plutôt les définir comme organes du tact. On les rencontre en effet sur les cirres épipodiaux des *Trochus*, sur les filaments qui bordent le manteau des *Pecten*, sur les bords du sillon latéral des Fissurelles, etc. Ce seraient là de singulières places pour des organes gustatifs.

D'ailleurs la configuration d'un organe ne peut servir en général à déterminer sa fonction. Il faut des expériences précises. Il n'en a jamais été fait.

Du reste, d'une manière générale, on n'a qu'un fort petit nombre d'expériences à citer relativement à la détermination des organes sensoriels des Mollusques. Les plus concluantes ont permis d'attribuer aux grands tentacules de l'Escargot, non pas un rôle tactile, comme on l'avait cru longtemps, mais bien un rôle olfactif (Moquin-Tandon).

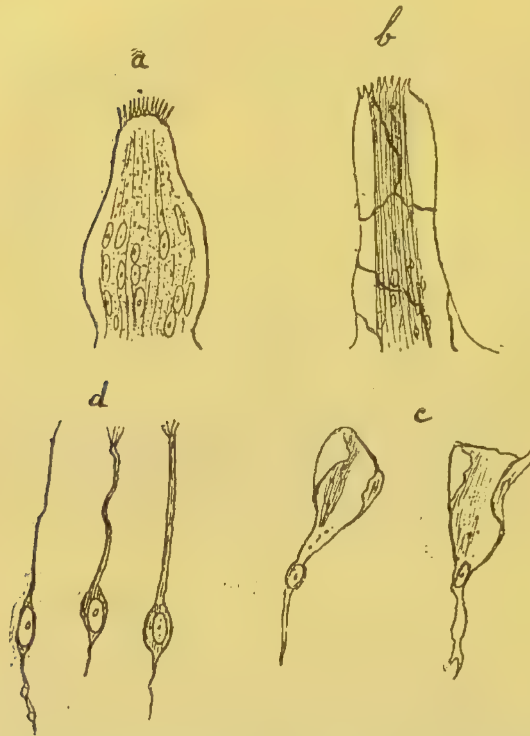


Fig. 419. — Papilles gustatives des Mollusques. — *a*, papille traitée par l'acide acétique; *b*, papilles ayant subi l'action du nitrate d'argent; les limites des cellules de recouvrement apparaissent sous forme de lignes noires. — *c*, cellules de recouvrement isolées; *d*, cellules sensitives occupant l'axe de la papille, isolées par macération dans le sérum iodé et l'acide acétique (Flemming).

Les nombreuses cellules neuro-épithéliales qui les revêtent communiquent avec un gros ganglion olfactif, auquel fait suite un nerf olfactif. Celui-ci, après s'être accolé au nerf optique contenu dans le même tentacule, se rend au cerveau. C'est par de simples considérations histologiques que Sochaczewer a placé dans la glande suprapédieuse le siège de l'olfaction.

Chez les Gastéropodes, on s'accorde généralement à attribuer la fonction olfactive à l'organe de Spengel. Mais ici rien de précis; aucune expérience n'a été faite à l'appui, et c'est par une simple hypothèse qu'on a pu leur attribuer ce rôle spécial. A la vérité, si on isole le manteau d'un Mollusque vivant, et qu'on approche de l'organe de Spengel un agitateur imprégné d'une substance odorante, de térébenthine par exemple, on voit des contractions se produire dans l'organe. Mais si on en conclut un rôle olfactif, on sera forcé de généraliser l'olfaction sur une grande partie du corps; car le même phénomène se produit dans une région quelconque du manteau, sur les tentacules, etc. Il est rai-

sonnable, pensons-nous, de voir là une conséquence de l'irritabilité des cellules de Flemming, mais on ne peut attribuer à celles-ci une valeur fonctionnelle spécialisée que par suite d'une hypothèse, et seulement dans le cas où elles sont groupés avec d'autres cellules, de manière à former des organes compliqués (1).

§ 10. — *Organes génitaux.*

Les Mollusques sont pour la plupart dioïques: mais il y a parmi eux des exceptions nombreuses s'étendant à des groupes entiers. Les *Amphineures*, les *Pulmonés*, les *Opisthobranches*, les *Ptéropodes* et un certain nombre de *Lamellibranches* sont hermaphrodites.

L'hermaphrodisme peut se présenter sous deux formes diffé-

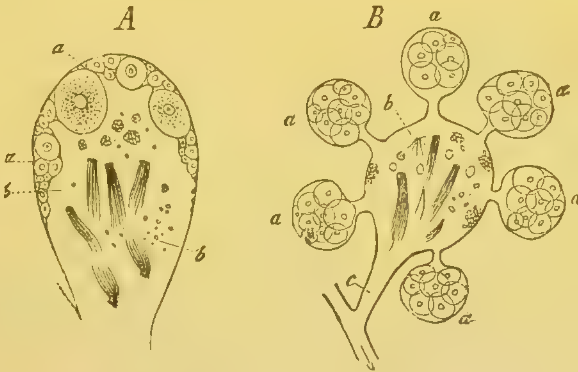


Fig. 420. — Follicules de la glande hermaphrodite des Gastéropodes (demi-schématique). — A, *Helix :* les œufs (*a*) se développent au fond des follicules, les éléments mâles près de l'orifice, mais ils ne se développent en spermatozoïdes qu'après s'être détachés, et rendus dans l'intérieur du follicule (*b*). — B, *Æolidia* : il y a séparation des follicules mâles (*b*), et des follicules femelles (*a*) ; *c*, conduit efférent commun (Gegenbaur).

rentes. Tantôt les produits mâles peuvent se former aux mêmes endroits que les produits femelles, mais à des époques différentes. L'animal est alors à un moment donné unisexué, mais il est successivement mâle ou femelle. C'est ce qui a lieu dans l'Huître et le *Cardium*. Plus souvent l'hermaphrodisme est complet, et l'animal produit en même temps des œufs et des spermatozoïdes. Cela a lieu chez le *Pecten*, l'*Aspergillum*, parmi les Lamellibranches, et dans tous les autres groupes hermaphrodites. Alors même, plusieurs dispositions peuvent se présenter.

Chez les Pulmonés, par exemple, les produits des deux sexes se forment côte à côte dans le même follicule glandulaire, les œufs dans la partie la plus profonde, les spermatozoïdes près

(1) Voir Félix Bernard, *loc. cit.*, A. S. N., 7e série, t. IX, 1890.

de l'orifice (fig. 420 A); mais leur maturité n'a pas lieu au même instant. L'Escargot peut donc bien produire en même temps œufs et spermatozoïdes, mais ils viennent de follicules différents de la glande.

Chez les Opisthobranches la séparation est constante; il existe des follicules mâles ne produisant jamais d'œufs, et des follicules femelles ne donnant de spermatozoïdes à aucun moment de leur existence (fig. 420 B). Lorsque cette disposition est poussée à l'extrême, la glande génitale finit par se diviser en deux glandes, l'une mâle, l'autre femelle, ayant chacune leur conduit excréteur particulier. Ce cas est réalisé notamment dans les *Elysia*.

L'étude des organes génitaux comprend deux parties : 1° l'étude des glandes elles-mêmes et de leurs conduits excréteurs; 2° l'étude des organes accessoires.

Originellement les produits génitaux prennent naissance aux dépens de l'endothélium de la cavité générale, comme chez les Annélides. Cette disposition est réalisée chez les Amphineures et chez les Céphalopodes, où la cavité générale persiste dans toute son intégrité. Dans les autres types, la portion géniîale se sépare du péricarde, et se constitue proprement à l'état de glande génitale. D'après sa nature morphologique même, il est facile de comprendre qu'il n'existe jamais qu'une glande impaire.

Voyons maintenant les dispositions spéciales à chacune des classes :

I. Gastéropodes. — Chez les Amphineures, les éléments génitaux sont formés aux dépens du revêtement de la cavité générale; les œufs et les spermatozoïdes se développent sur le même individu, mais dans des follicules séparés; ils s'échappent au dehors par les néphridies et il n'existe pas d'orifice génital proprement dit (1).

La même connexion existe chez les *Diotocardes*. Chez la

(1) Le chapitre relatif aux Mollusques était complètement imprimé et presque entièrement tiré, lorsqu'a paru le mémoire de Pruvot sur les Néoméniens (A. Z. E., 2e sér., t. IX, 1891). Je n'ai donc pu tirer parti des nombreux faits anatomiques qu'il renferme. L'auteur apporte une multitude de détails nouveaux sur ce groupe encore si peu connu, mais ils changent peu les traits généraux que nous avons esquissés aux pages précédentes, et qui, pour la plupart, se trouvent vérifiés. — L'appareil circulatoire demande ici toutefois un nouvel exposé. Il est en effet très réduit, et se compose exclusivement de deux *sinus* médians, un *dorsal* et un *ventral*, sans parois propres et simplement creusés dans le parenchyme mésodermique. A la partie postérieure, le sinus dorsal fait complètement saillie dans ce que nous avons appelé le péricarde, il est très musculeux et mérite le nom de *cœur*, mais sans présenter la différenciation ordinaire en oreillettes et ventricule. Il est même parfois incomplètement clos, et communique avec les lacunes intra-mésodermiques.

C'est surtout sur la description du cœlome et des organes génitaux et urinaires que Pruvot se croit en désaccord complet avec les auteurs qui l'ont

Fissurelle et l'Haliotis, un orifice persistant met en communication les cavités rénale et génitale. Chez les Patelles et sans doute

précédé. Pour lui, le cœlome est comblé par le parenchyme mésodermique et n'est plus représenté que par les sinus sanguins. Le reste représente simplement les organes génitaux qui sont, d'après lui, composés des parties suivantes : 1° les glandes génitales hermaphrodites formant deux cavités s'étendant presque tout le long du corps, de part et d'autre du sinus dorsal (c'est la portion ovigère du cœlome); 2° une *poche ovigère* où aboutissent les deux glandes et où fait saillie le sinus dorsal (péricarde des auteurs); 3° deux *glandes coquillières* conduisant de cette poche à l'extérieur (néphridies) des auteurs.

Cette description, on le voit, ne modifie en aucune façon les données générales qu'on possédait sur la disposition et la connexion des organes dont il s'agit; elle ne fait que les préciser. L'interprétation seule diffère. La signification *physiologique* que donne Pruvot est parfaitement acceptable, mais elle n'exclut nullement la signification *morphologique* des mêmes parties qu'Hubrecht a mis en lumière, et qui nous paraît toujours justifiée.

En effet : 1° Pruvot affirme que le cœlome n'est représenté que par les sinus sanguins; mais il n'en donne pas de preuve convaincante. Pourquoi ne sont-ils pas comparables aux sinus sanguins des Annélides ou aux vaisseaux des autres Gastéropodes, où il existe cependant une cavité générale. Mais, même en admettant l'hypothèse de Pruvot, il faut se rappeler que toute l'anatomie indique la présence de deux zoonites chez les Mollusques et, par suite, de deux espaces cœlomiques successifs; tout semble indiquer que le premier espace, la cavité céphalopédieuse des Gastéropodes, est en effet comblé, tandis que l'ensemble des cavités génitales répond au cœlome du second segment, comme nous l'avons admis pour le péricarde et les cavités génitales des Gastéropodes.

2° Il ne faut pas oublier que les Mollusques se rattachent nettement aux Annélides, et Pruvot remarque que les radules de certains Néoméniens (*Paramenia impera*, *Proneomenia vogon*) sont identiques à des armatures pharyngiennes de Chétopodes. Or, chez les Annélides, les éléments génitaux prennent naissance aux dépens du revêtement du cœlome; il n'y a donc pas lieu de s'étonner qu'il en soit de même chez les Gastéropodes, surtout quand on rencontre une connexion identique chez les Céphalopodes.

3° La disposition du péricarde autour de la partie la plus contractile du vaisseau dorsal nous semble, étant donnée sa généralité dans les Mollusques, un fait d'une grande importance. Pruvot essaye de l'atténuer, en montrant que le cœur n'est pas entièrement libre à son intérieur. Mais c'est là un fait d'arrêt de développement et, même chez les Gastéropodes typiques, on doit en réalité considérer le péricarde comme une vraie séreuse dont un feuillet tapisse le cœur; c'est ce que prouve manifestement la glande péricardique qui se forme tantôt sur la paroi du péricarde, tantôt sur le cœur. Quant à la continuité du revêtement péricardique avec les glandes génitales, il n'a rien de surprenant. Les follicules génitaux des Annélides ne sont-ils pas en continuité absolue avec l'endothélium général, ne se forment-ils pas parfois même sur les vaisseaux.

4° Enfin, les glandes coquillières nous semblent simplement être des néphridies. En admettant même la fonction que leur attribue Pruvot, et qu'il avoue n'être que probable, nous assistons assez souvent chez les Annélides à un pareil changement de rôle, pour ne pas nous en étonner ici. La détermination de la nature morphologique de ces canaux est d'ailleurs étroitement connexe de celle du péricarde. Si ce dernier est cœlomique les canaux sont nécessairement des néphridies. Leur dualité est du reste un argument important pour cette dernière détermination. Elle ne s'explique pas, dans la théorie de Pruvot.

En résumé, la théorie d'Hubrecht nous semble rester entière. Ainsi com-

aussi les Trochidés, les deux cavités sont normalement sans communication; ce n'est qu'au moment de la maturité sexuelle qu'un orifice se produit dans la cloison mitoyenne des deux organes. L'expulsion des produits sexuels se fait toujours par le rein droit seul.

Dans les Monotocardes et tous les autres Gastéropodes, la glande génitale est absolument séparée du rein et débouche au



Fig. 421. — Appareil génital de la *Paludina vivipara*. — A, organes mâles : *h*, *h*, les deux portions du testicule ; *c*, canal déférent; *tt'*, glandes prostatiques. — B, organes femelles : *h*, oviducte ; *a*, glande albuminipare ; *a'*, point où débouche cette glande ; *p*, poche copulatrice ; *oo*, utérus (Baudelot).

dehors par un orifice distinct qui termine un canal déférent plus ou moins long.

La glande génitale présente toujours l'aspect d'une glande en grappe à acini simples ou ramifiés; elle est toujours placée dans le voisinage du foie, quelquefois même cachée à son intérieur. Comme aspect extérieur, la glande peut se présenter comme une masse compacte ou lobée.

Les conduits génitaux (fig. 421) sont extrêmement simples dans

pris, les Amphineures présentent avec les Gastéropodes, et d'une façon plus éloignée avec les Céphalopodes, une analogie de plan de structure tout à fait profonde, et tout le groupe des Mollusques se concentre de la sorte aisément en un faisceau homogène dont l'étude comparative est particulièrement intéressante.

les types dioïques, c'est-à-dire chez tous les Prosobranches (sauf la *Valvata*). Ce sont des tubes droits, ou plus ou moins contournés, qui partent de la partie antérieure de la glande génitale, s'accolent à la région droite du manteau, longent le rectum et viennent déboucher dans le voisinage de l'anus. Dans le mâle (fig. 421 A), il n'existe que rarement des glandes accessoires; mais l'oviducte, dont la région terminale se renfle parfois en utérus (fig. 421 B, *o*), a en général ses parois fortement épaissies, et les cellules qui le tapissent intérieurement sécrètent une masse énorme d'albumine. Plus rarement (Paludine, Hétéropodes), il existe une glande spéciale (*a*) chargée de ce rôle.

Les organes de copulation manquent totalement chez les Diotocardes.

Les Monotocardes, au contraire, possèdent un pénis parfois énorme, développé dans le voisinage de la tête, sur le côté droit, et attaché au corps (fig. 379). C'est en général une masse musculaire et solide, non susceptible de s'invaginer, mais se logeant seulement dans la cavité palléale. Ce n'est que dans des cas fort rares que le pénis peut s'invaginer.

Les spermatozoïdes peuvent arriver à l'extrémité de ce pénis de deux façons :

1° Par une gouttière ciliée qui commence à l'orifice génital et se prolonge jusqu'au sommet du pénis (*Murex*, *Strombus*, Hétéropodes) ;

2° Par un canal continuant directement le canal déférent, et s'ouvrant au sommet du pénis (*Buccinum*). On peut dire alors que l'orifice mâle est au sommet de l'organe copulateur.

La femelle n'a en général chez les Prosobranches aucune partie différenciée en vue de la copulation; l'extrémité amincie du pénis pénètre dans l'orifice génital, qui sert de vagin. Chez les Hétéropodes, il existe cependant un réceptacle séminal.

L'appareil est plus compliqué chez les Gastéropodes hermaphrodites et présente plusieurs plans de structure. La disposition la plus simple est celle que présentent la plupart des *Tectibranches* (*Bullidés*, *Aplysiidés*). Un seul canal sert à la sortie des œufs et des spermatozoïdes. L'orifice génital unique est en relation avec un sillon cilié, qui amène les spermatozoïdes à un pénis volumineux situé dans la région céphalique, sur le côté droit de la tête. Des glandes accessoires (mucipares, albuminipares) et des réservoirs (vésicules et réceptacles séminaux) sont en général joints à cet appareil.

Les *Ptéropodes* ont l'appareil génital calqué identiquement sur le schéma si simple des Tectibranches.

Les *Nudibranches*, les *Pulmonés* et un petit groupe de Tecti-

branches, dont le type est le *Pleurobranche*, ont un appareil reproducteur plus compliqué; la disposition est tellement semblable dans ces types, que la même description peut se rapporter à tous (fig. 422 B) (1). Le canal excréteur, unique à son origine (*e*), se divise plus ou moins loin en deux canaux : l'un (*c*) destiné aux produits mâles, l'autre (*a*) aux œufs; les deux canaux restent quelquefois pendant un certain trajet accolés l'un à l'autre, et leurs cavités

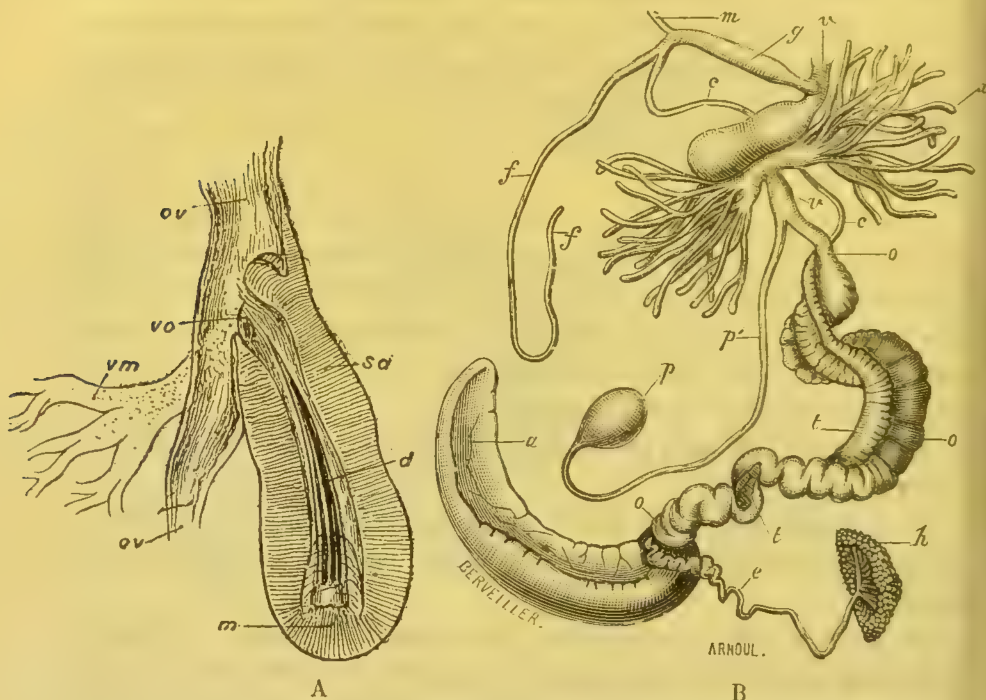


Fig. 422. — Appareil reproducteur d'*Helix pomatia*. — A, vue d'ensemble de l'appareil : *h*, glande hermaphrodite ; *e*, son canal excréteur; *a*, glande albuminipare ; *o*, oviducte ; *t*, canal déférent; *c*, portion libre du canal déférent ; *p*, poche copulatrice ; *p'*, son canal ; *f*, flagellum ; *g*, gaine du pénis ; *m*, son muscle rétracteur; *v*, vestibule génital (vagin) ; *x*, glandes mucipares (Baudelot). — B, coupe de la poche du dard : *ov*, oviducte ; *d*, dard ; *sd*, sa poche ; *m*, son appareil musculaire ; *vm*, glandes mucipares ; *vo*, leurs orifices (Girod).

communiquent alors par une fente longitudinale (Pulmonés), mais ils finissent toujours par se séparer et se rendent alors individuellement à l'extérieur. Leurs orifices peuvent être éloignés l'un de l'autre (*Pleurobranchus*, *Succinea*, *Onchidium*, *Lymnæus*), ou au contraire s'ouvrir dans une poche cloacale commune (*Pleurobranchæa*, Helicidés, Limacidés) (*v*).

Le canal déférent se termine toujours par une portion à parois épaisses, musculaires, qui se dévagine et sert de pénis. Chez cer-

(1) Baudelot. A. S. N., 4e série, t. XIX, 1863. — Mazzarelli, Z. A., t. XIV, 1891.

tains Pulmonés, son extrémité est, à l'état de rétraction, logée dans une gaine spéciale (*g*). A ces parties essentielles, s'ajoutent toujours des organes accessoires :

1° Pour l'appareil femelle une glande albuminipare (*a*) (tous les types), une poche copulatrice (*p*) (*Pleurobranchus*, Pulmonés), des glandes coquillières, en général cachées dans les parois de l'oviducte ; des glandes mucipares (*x*), destinées à lubréfier les surfaces des organes copulateurs ;

2° Pour l'appareil mâle, des *glandes prostatiques*, destinées à délayer le sperme, des *glandes mucipares*, dont le rôle est de l'agglutiner en spermatophores. Ces dernières, chez les Pulmonés, sont logées dans les parois d'un long appendice grêle, le *flagellum*, qui continue le pénis à son extrémité interne (*e*). Chez les Pulmonés, existe un dard calcaire ou chitineux, logé dans une poche spéciale (*d*) à parois fortement musculaires ; il sert sans doute d'organe excitateur pendant l'accouplement. Il se brise souvent à ce moment, mais il est bientôt remplacé par un autre.

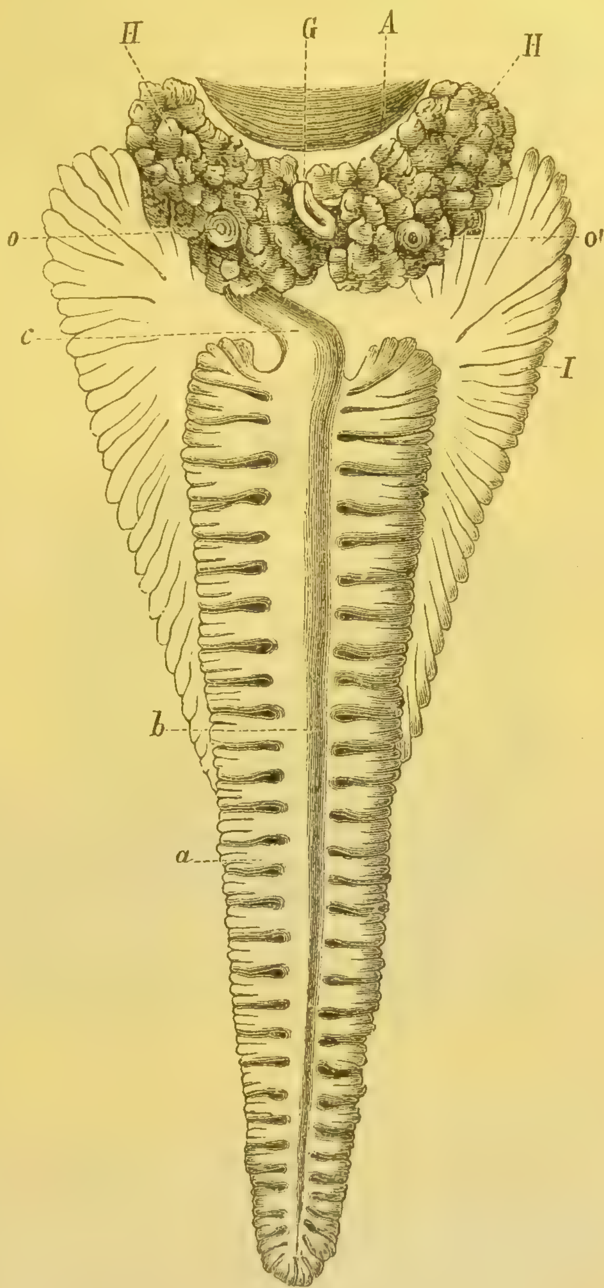


Fig. 423. — Reins et glande génitale du *Dentalium*. — A, pied ; G, anus ; *o*, orifice rénal droit, commun avec la glande génitale ; *o'*, orifice rénal gauche ; H, reins ; *a*, lobes de la glande génitale ; *b*, canal médian de la glande génitale ; *c*, canal génital ; I, lobes intestinaux (hépatiques) (Lacaze-Duthiers).

II. Scaphopodes. — Dans les Scaphopodes, la glande génitale a la forme d'un tube dorsal, portant trois rangées de cæcums (fig. 421); le conduit génital s'ouvre dans le rein droit. Il n'existe aucune portion annexe.

III. Lamellibranches. — Les Lamellibranches (1) semblent typiquement être dioïques. Tous les types primitifs ont en effet les sexes séparés. Quand on s'adresse à des formes plus spécialisées, on voit apparaître des types hermaphrodites. Mais ce sont des types isolés : tantôt des espèces dans certains genres (*Pecten*, *Ostrea*, *Cardium*), tantôt des genres dans certaines familles (*Cyclas*, *Pisidium*). Dans ces types, chaque glande produit à la fois des ovules et des spermatozoïdes. L'hermaphrodisme devient la règle dans les *Anatinacés* (*Thracia*, *Pandora*, *Lyonsia*) et les Septibranches (*Cuspidaria*, *Poromya*). Dans ces deux groupes, il y a de chaque côté une glande mâle et une glande femelle.

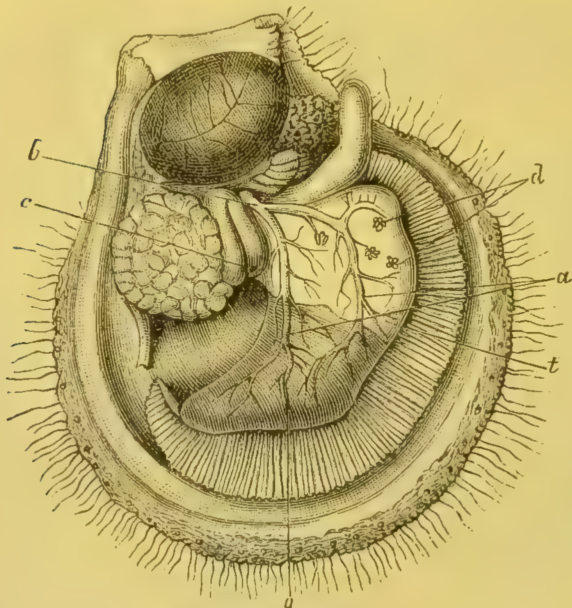


Fig. 424. — Organes génitaux du *Pecten glaber* : *a*, conduits excréteurs ; *b*, orifice génital placé dans le rein ; *c*, orifice rénal ; *d*, îlots femelles du milieu du testicule ; *o*, ovaire ; *t*, testicule (Lacaze-Duthiers).

Les organes génitaux occupent en général, chez les Lamellibranches, la partie superficielle de la masse viscérale. Le tube digestif est creusé dans leur épaisseur. Ce sont des glandes en grappe, abondamment ramifiées et paraissant entièrement massives. Leurs acini sont petits, arrondis ou allongés.

Les glandes pénètrent quelquefois (*Anomia*) dans l'épaisseur du manteau. Elles y sont contenues presque entièrement dans la Moule. D'autres fois (*Axinus*, *Montacuta*), elles font saillie en petites masses arborescentes dans la cavité palléale.

Les orifices de la glande génitale sont au nombre de deux, un de chaque côté. Dans les formes primitives (*Pecten*, *Lima*, *Spondylus*), les organes génitaux s'ouvrent dans la cavité rénale,

(1) De Lacaze-Duthiers. A.S.N., 4e série, t. II, 1854.

comme chez les Prosobranches inférieurs. Par suite d'une modification secondaire, ils présentent un orifice distinct, quelquefois contigu avec l'orifice rénal (*Arca*, *Pinna*, *Mytilus*), d'autres fois à quelque distance de celui-ci (*Anodonta*, *Unio*). Il n'existe aucune espèce d'organes accessoires.

IV. Céphalopodes. — Chez les Céphalopodes (1), les produits génitaux se développent sur les parois du cœlome, dans la région abdominale (Pl. V). Mais bien que celui-ci communique déjà avec les

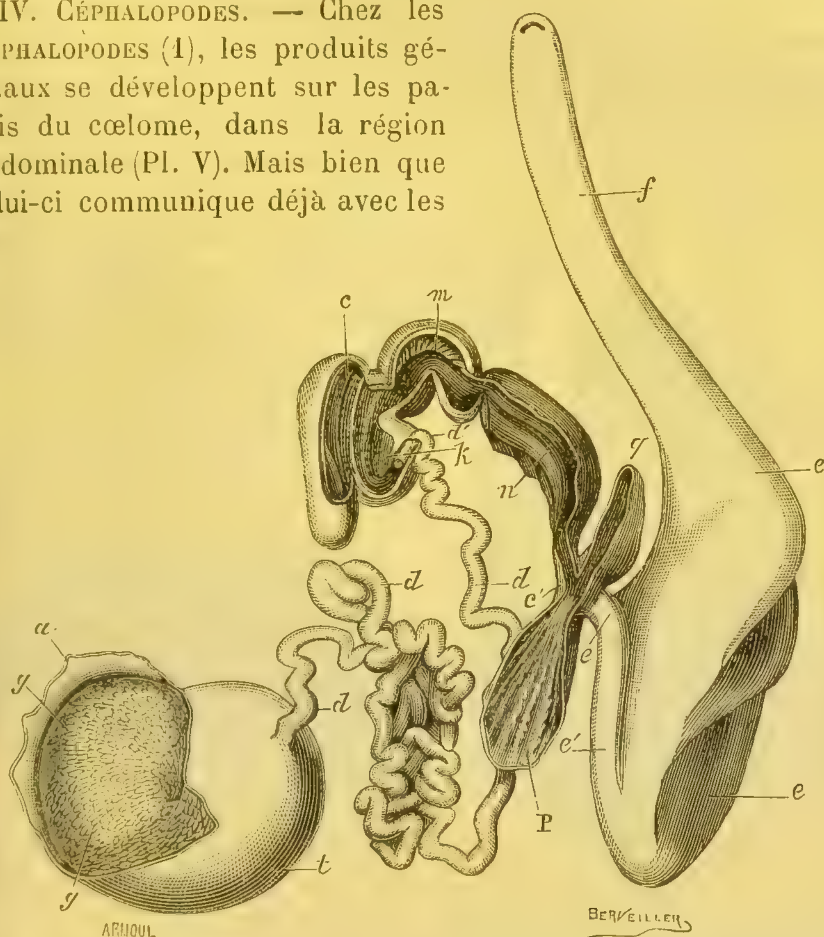


Fig. 425. — Organes mâles de *Sepia officinalis*. — *t*, testicule; *a*, son enveloppe péritonéale; *g*,*g*, follicules séminifères; *d*, *d*, canal déférent; *d'*, son embouchure dans la vésicule séminale, *cmn*, contournée sur elle-même, et présentant à l'intérieur de nombreux replis; *k*, spermatozoïdes arrivant dans cette vésicule; *c'*, son embouchure dans la poche complémentaire (prostate), *p*, *q*; *e*, canal excréteur de cette poche, s'ouvrant en *e'* dans le *réceptacle de Needham*, *ee*; *f*, son canal excréteur dont l'extrémité forme le pénis (Duvernoy).

deux reins, il se développe des conduits spéciaux pour l'expulsion des éléments sexuels.

Ils sont au nombre de deux chez tous les Octopodes, mais le droit disparaît souvent chez les Décapodes; au contraire dans le Nautile le conduit gauche est rudimentaire.

(1) Brock. Z., W. Z, t. XXXII, 1879.

L'oviducte, droit et assez court, débouche à la base de l'entonnoir. Sur son trajet, il présente un gros bourrelet glandulaire, qu'on doit considérer comme albuminipare.

A l'appareil femelle se rattachent deux autres glandes volumineuses, les *glandes nidamentaires*, débouchant séparément dans la cavité palléale, à côté des orifices femelles; elles sécrètent un liquide qui se coagule et sert à agglutiner les œufs en manière de grappe.

Le canal déférent est généralement unique. C'est un long tube très sinueux, étroit à son origine, et portant des glandes accessoires (*glandes prostatiques*). Il se termine dans une poche à parois très musculaires, la *poche de Needham*, où les spermatozoïdes se rassemblent et s'unissent de façon à former des spermatophores.

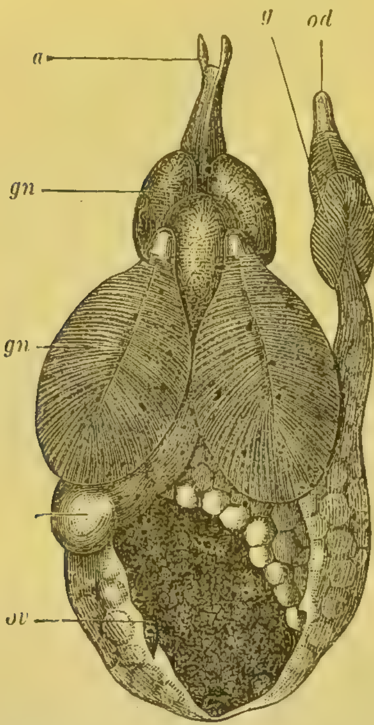


Fig. 426. — Appareil génital femelle de la Seiche. — *ov*, ovaire ; *gn*, glandes nidamentaires ; *od*, extrémité de l'oviducte ; *g*, glandes accessoires de l'oviducte ; *i*, intestin ; *a*, anus.

Cette poche se termine enfin à un orifice situé sur une papille, à gauche dans la cavité palléale, et qui, chez les Octopodes, prend un tel développement qu'on a pu la considérer comme un organe copulateur. Il n'existe pas chez les Céphalopodes d'organe copulateur spécial. La copulation s'effectue d'une façon toute particulière, par l'intermédiaire de l'un des bras qui se modifie et prend le nom d'*hectocotyle*.

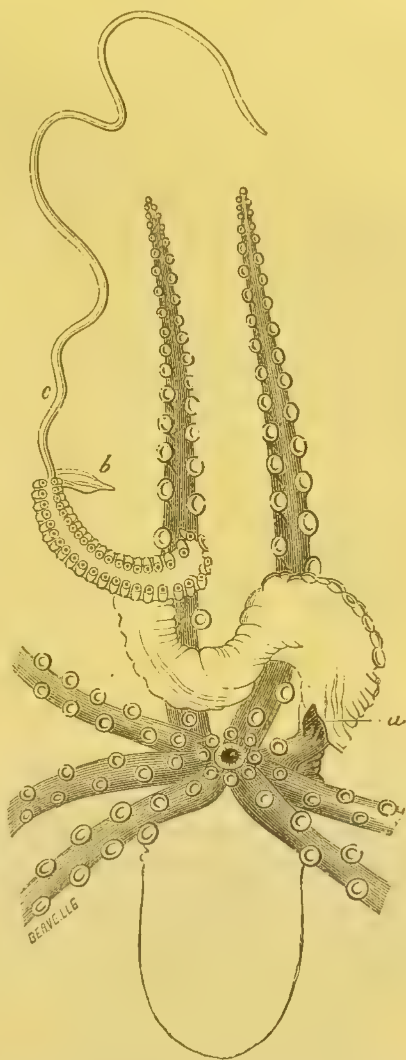
Cette modification peut atteindre divers degrés et se manifeste généralement par un notable élargissement d'une région du bras, et la disparition d'une partie des ventouses. C'est tantôt l'un, tantôt l'autre des bras qui se métamorphose, mais en général un de ceux du côté ventral.

C'est dans les genres *Argonauta*, *Tremoctopus*, *Ocythoë*, que la spécialisation est poussée le plus loin. Le bras se développe à l'intérieur d'un sac auquel il adhère par son côté externe, et où il est enroulé un grand nombre de fois. Il prend un énorme développement, et se termine par un long flagellum pelotonné, replié sur lui-même. Quand il a acquis sa longueur définitive, il se dévagine et sort de la vésicule. Les spermatophores s'y

rassemblent, et pénètrent à son intérieur par un orifice ménagé dans la face aborale. Ainsi préparé, le bras se détache et nage librement, en conservant pendant longtemps sa vitalité. On le retrouve plus tard dans la cavité palléale de la femelle, et on l'avait pris pour un parasite, auquel Cuvier avait donné le nom d'*Hectocotylus octopodis*. De là la dénomination sous laquelle le bras est connu aujourd'hui.

On ne sait comment s'opère la fécondation véritable. On n'a pas décrit d'appareil différencié pour cet usage chez la femelle.

Il est inutile d'ajouter que le



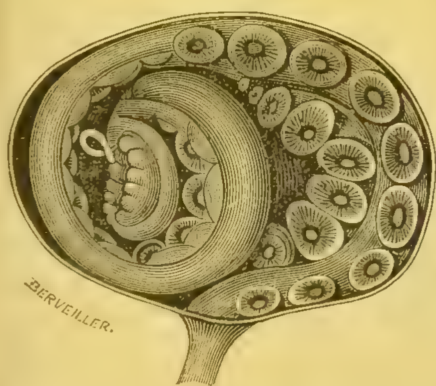


Fig. 427. — *Tremoctopus carena* mâle : avec l'hectocotyle. — *a*, ouverture du sac qui contenait l'hectocotyle; *b*, vésicule qui contenait le fouet *c*. — A gauche, bras hectocotylisé pelotonné dans sa vésicule et montrant le flagellum à son extrémité (Verany et Vogt).

bras est remplacé chez le mâle par un autre appendice de nouvelle formation; ce remplacement s'effectue à chaque acte sexuel.

CHAPITRE XII

PROTOCHORDES

I. — HÉMICHORDES.

CLASSE UNIQUE : ENTÉROPNEUSTES. — *Balanoglossus.*

II. — TUNICIERS (= UROCHORDES).

CLASSE I. — APPENDICULAIRES.

I. O. Kowalevskiidés. — *Kowalevskia.*

II. O. Appendiculariidés. — *Appendicularia, Fritillaria, Oikopleura.*

CLASSE II. — ASCIDIOMORPHES.

I. O. Aplousobranches.

Formes sociales : *Clavelina.*

Formes composées : *Diplosoma, Didemnum, Leptoclinum, Cystodites, Polyclinum, Aplidium, Amaroucium, Circinalium*, etc.

II. O. Phlébobranches.

Formes sociales : *Ecteinascidia, Perophora.*

Formes simples : *Ciona, Diazona, Ascidia, Phallusia*, etc.

III. O. Stolidobranches.

Formes composées : *Botryllus, Symplegma, Polycyclus*, etc.

Formes simples : *Cynthia, Eugyra, Molgula*, etc.

IV. O. Pélagiques. — *Pyrosoma.*

CLASSE III. — THALIACÉS.

I. O. Cyclomyaires. — *Doliolum, Anchinia.*

II. O. Hémimyaires (= Desmomyaires). — *Salpa, Cyclosalpa ;* — *Octacnemus.*

III. — CÉPHALOCHORDES.

CLASSE UNIQUE. — LEPTOCARDES. — *Amphioxus.*

Nous réunissons sous le nom de Protochordes un certain nombre d'animaux qui, d'après les recherches récentes de l'embryogénie, se rattachent assez nettement à la souche d'où sont dérivés les Vertébrés. Deux caractères importants, persistant à l'état adulte, suggèrent ce rapprochement avec les Vertébrés inférieurs : c'est d'abord la présence de fentes percées à travers les parois du corps et faisant communiquer la portion antérieure du tube digestif avec l'extérieur. Ce sont les *fentes branchiales*.

C'est ensuite et surtout la présence d'un organe de soutien, la *corde dorsale* ou *notochorde*, dérivé de l'hypoblaste, et s'étendant au côté dorsal du tube digestif. La première indication du squelette des Vertébrés est précisément cette notochorde, qui se sépare de bonne heure de l'hypoblaste, et forme dans toute la longueur de l'embryon un cordon longitudinal, solide, placé entre le tube digestif et la moelle épinière. C'est autour de lui que se forment plus tard les vertèbres.

Parmi les *Protochordes* un groupe, composé du seul genre *Amphioxus*, présente une corde dorsale tellement semblable à la notochorde des embryons de Vertébrés, que beaucoup de zoologistes n'hésitent pas à ranger l'*Amphioxus* parmi les Vertébrés proprement dits. Il est incontestable qu'une telle manière de voir peut facilement se soutenir. Mais l'ensemble des Vertébrés, au sens strict, forme un tout tellement homogène, constitue un type si nettement différencié, qu'il semble y avoir intérêt à en détacher les formes aberrantes, qui ne participent pas rigoureusement à tous les caractères de ce type. L'*Amphioxus* se rapproche d'ailleurs avec tant de netteté des Tuniciers, que nous sommes amené à former pour ces deux groupes un embranchement commun, quitte à affirmer la parenté réelle de cet embranchement avec celui des Vertébrés.

La notochorde de l'*Amphioxus* s'étend d'une extrémité à l'autre du corps, et est notamment développée dans la tête, où elle s'avance bien en avant de la bouche, de là le nom de CÉPHALOCHORDES. Elle persiste toute la vie, et se constitue, à son état définitif, comme un organe indépendant, né de l'hypoblaste par une sorte d'invagination intéressant toute la longueur du tube digestif.

Les TUNICIERS présentent une disposition assez différente. La corde dorsale est localisée dans la région caudale (d'où le nom d'UROCHORDES qui leur a été donné). De plus elle se forme par la transformation directe de la paroi dorsale de l'archenteron, qui se désorganise complètement dans toute la portion caudale. A part les quelques genres qui forment le groupe des *Appendiculaires*, la corde disparaît toujours à l'état adulte.

Un troisième petit groupe vient se rattacher encore aux deux précédents. C'est celui des HÉMICHORDES, comprenant un seul genre, le *Balanoglossus*. Ici la corde dorsale est tout à fait réduite. Elle est localisée uniquement dans la tête, et se forme comme un diverticule de la partie antérieure du tube digestif. Elle reste constamment creusée d'une cavité, qui conserve sa communication primitive avec le tube digestif.

En résumé, trois types seront étudiés dans ce chapitre.

Les Hémichordes.

Les Tuniciers (Urochordes).

Les Céphalochordes.

Il est d'ailleurs légitime de réunir ces trois types avec les Vertébrés en un groupe général des Chordata, comprenant dès lors les Protochordes et les Vertébrés.

I. — HÉMICHORDES (1).

Les Hémichordes renferment un seul genre, le *Balanoglossus*, découvert par delle Chiaje. L'aspect vermiforme du corps (fig. 428) l'avait, jusqu'à ces dernières années, fait ranger dans le groupe des Vers.

On y distingue trois parties : 1° un lobe préoral, la *trompe* (*p*), s'étendant en avant de la bouche, et relié par un mince pédicule au reste du corps ; 2° le *collier* (*c*), portion renflée en forme de large bourrelet, qui porte la bouche à sa face ventrale ; 3° le *tronc*, la partie essentielle et la plus longue du corps. Dans la région antérieure du tronc, se présente, de chaque côté de la ligne dorsale, une rangée de fentes branchiales faisant communiquer la cavité digestive avec l'extérieur. On désigne souvent cette région sous le nom de *région branchiale* (*d*). Le reste du tronc a ses parois closes ; on y distingue parfois, surtout à l'extrémité, des annulations, mais elles ne correspondent pas à une métamérisation réelle. L'anus (*a*) est situé à l'extrémité du corps.

Cœlome ; mésoderme. —Le cœlome est divisé en cinq parties distinctes, dont l'existence est liée à l'histoire de l'origine du mésoderme. Celui-ci prend naissance aux dépens de cinq invaginations du tube digestif primitif (fig. 429 *c*). L'une d'elles, impaire et antérieure ($cœ_1$), donne la cavité de la trompe, et ses parois deviennent le mésoderme proboscidien ; deux autres invaginations symétriques donnent les deux moitiés de la cavité cœlomique du collier ; les deux dernières donnent les deux moitiés de la cavité générale du tronc ($cœ_2$, $cœ_3$). Il résulte de cette genèse que le cœlome est traversé dans le tronc et le collier par un mésentère dorsal et un mésentère ventral. Ces mésentères peuvent se résorber plus ou moins, mais ils n'en persistent pas moins partiellement toute la vie. Le cœlome reste à peu près libre dans le tronc ($cœ_3$). Dans les deux portions antérieures, il se comble au contraire d'un tissu conjonctif étoilé, laissant toutefois d'assez larges espaces libres.

(1) Spengel. M. S. Neapel, t. V, 1884. — Bateson. Q. J., t. XXIV, XXV et XXVI, 1884, 1885, 1886. — Agassiz. Mem. Acad. of Arts and Sciences, t. IX, 1873.

La cavité proboscidienne devient asymétrique ; la moitié gauche se prolonge en arrière plus que la moitié droite, et elle seule porte un canal cilié (fig. 429 A, *pp*) mettant ainsi en communication le cœlome du lobe préoral avec l'extérieur. Il conserve son asymétrie chez le *B. Kowalevskii* ; il devient médian et dorsal chez les autres espèces.

Les deux cavités du cœlome du collier sont aussi chacune en communication avec l'extérieur, par un canal cilié, qui s'ouvre en arrière du collier (fig. 429 B′, *nc*).

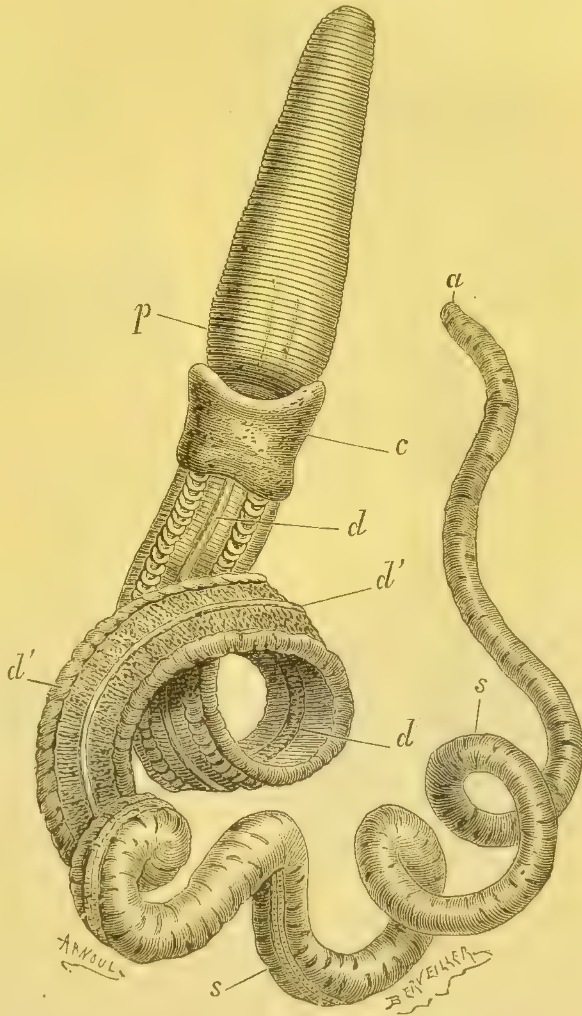


Fig. 428. — *Balanoglossus Kowalevskii : p*, trompe ; *c*, collier ; *d*, région branchiale du tronc ; *d′*, région moyenne (digestive) du tronc ; *s*, région postérieure ; *a*, anus (Agassiz).

Appareils digestif et respiratoire. — La bouche donne accès dans un pharynx à parois épaisses, qui se continue par la région branchiale du tube digestif. Dans le *B. Kowalevskii*, cette région a une section circulaire, et il n'existe pas de cavité branchiale particulière. Au contraire, en général deux gros bourrelets longitudinaux font saillie dans la cavité et la divisent en deux parties superposées communiquant largement entre elles. La portion inférieure continue directement le pharynx, la portion supérieure ne communique pas directement avec la bouche et se termine en avant et en arrière en cul-de-sac : c'est la *cavité branchiale* ; les fentes branchiales n'intéressent que les parois de cette région dorsale. Le tube digestif comprend, outre la région branchiale, une *région digestive*, où arrivent les conduits hépatiques, et que marque souvent une valvule spirale, et une *région*

intestinale qui aboutit à l'anus. Celui-ci, terminal chez l'adulte, est

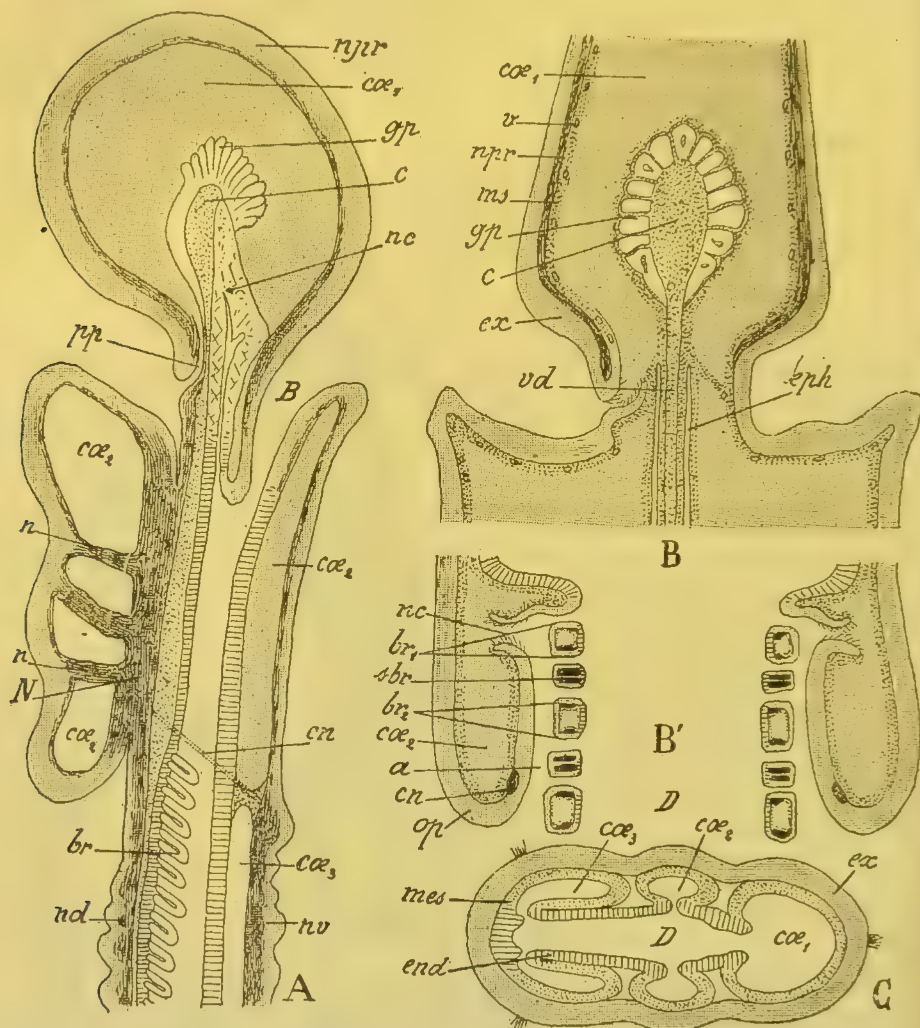


Fig. 429. — Anatomie du *Balanoglossus Kowalevskii*. A. Coupe sagittale ; *B*, bouche; *br*, fentes branchiales; *nc*, notochorde; *c*, cœur se continuant en arrière par le vaisseau dorsal ; *gp*, glande proboscidienne ; *pp*, pore proboscidien ; *cœ*$_1$, cœlome de la trompe ; *cœ*$_2$, cœlome du collier ; *cœ*$_3$ cœlome du corps; *N*, portion centrale du système nerveux, seule séparée de l'exoderme, auquel l'unissent seulement des nerfs, *n; nd*, cordon nerveux dorsal ; *nv*, cordon nerveux ventral; *cn*, position du collier nerveux ; *npr*, plexus proboscidien. — B. Coupe horizontale de la région du collier passant par le vaisseau dorsal ; *ex*, exoderme ; *ms*, mésoderme ; *vd*, vaisseau dorsal ; *eph*, espaces périhémaux, simples prolongements dans le collier du cœlome du corps ; les autres lettres comme ci-dessus. — B′. Coupe horizontale de la région branchiale, passant par la cavité branchiale : *op*, opercule formé par les prolongements des bords postérieurs du collier et recouvrant un rudiment de cavité atriale, *a* ; *nc*, pores du collier ; *br*$_1$, coupe des deux branches de la première fente branchiale ; *br*$_2$, seconde fente branchiale ; *sbr*, septum interbranchial ; D, tube digestif ; *cn*, coupe du collier nerveux. — C. Origine du cœlome et du mésoderme (coupe horizontale) : D, tube digestif ; *cœ*$_1$, *cœ*$_2$, *cœ*$_3$, les 5 invaginations cœlomiques ; *ex*, exoderme ; *end*, endoderme ; *mes*, mésoderme en formation.

(Bateson.)

placé à la face dorsale d'une courte queue dans l'embryon.

Le plus souvent, le foie se présente sous forme d'une série de petits sacs, qui repoussent devant eux le tégument externe, et forment ainsi de petites digitations, visibles à l'extérieur. Il arrive même (*B. salmoneus*) que l'endoderme de l'extrémité de ces sacs se soude à l'exoderme, et qu'il se produise une perforation.

Corde dorsale (fig. 429 A, *nc*). — A la partie antérieure du pharynx, la paroi dorsale du tube digestif pousse en avant un diverticule qui pénètre dans la trompe. La lumière de ce diverticule, très nette en arrière, s'oblitère peu à peu à mesure qu'on va vers l'extrémité antérieure de la trompe, mais il en persiste toujours des vestiges qui restent en communication avec la cavité pharyngienne. En même temps des changements histologiques profonds se manifestent; les cellules qui étaient primitivement des cellules épithéliales ordinaires entrent en dégénérescence, deviennent vacuolaires, perdent leur noyau et l'ensemble prend tout à fait l'aspect du tissu notochordal des Lamproies et des Sélaciens. Les connexions et le développement sont en résumé tout à fait les mêmes que pour la notochorde des Vertébrés inférieurs. On peut donc assimiler ces diverses formations, la notochorde des *Balanoglossus* se distinguant seulement par son peu de développement et ses rapports toujours nets avec le tube digestif. Il importe d'ajouter que, dans toute la cavité branchiale, un épaississement de l'endoderme se voit dans toute la longueur de la ligne médiane dorsale. Il représente l'extrémité postérieure de la notochorde, qui ne s'est pas séparée du reste de l'endoderme.

Branchies. — Les branchies sont des fentes ciliées, faisant communiquer la cavité branchiale avec l'extérieur; l'orifice externe est un petit pore circulaire ; l'orifice interne est au contraire une longue fente en forme d'U (A, *br*). Les bords sont soutenus, aussi bien dans les cloisons séparant deux fentes que dans les processus qui séparent les deux branchies d'un U, par des lames squelettiques chitineuses. Les branchies sont irriguées par le vaisseau dorsal.

Les bords postérieurs du collier se prolongent en arrière en un repli tégumentaire assez volumineux (B′, *op*), qui s'étend au-dessus de la région branchiale du corps, et, chez le *B. Kowalevskii*, recouvre trois des fentes branchiales. Bateson compare ces replis à une sorte d'*opercule*, et l'espace compris entre eux et les parois du corps constitue une *cavité atriale* rudimentaire, mal close, comparable à celle des Tuniciers et de l'Amphioxus. C'est dans cette cavité que débouchent les canaux excréteurs du collier (*nc*).

Circulation. — L'organe central de la *circulation* est un sac musculeux contractile, situé au-dessus de la terminaison de la notochorde. C'est le *cœur* (*c*). Il se continue en arrière par un vaisseau médian dorsal ; il existe un autre vaisseau médian ventral ; des sinus sanguins, courant dans les téguments et les parois du tube digestif, unissent ces deux vaisseaux.

Bateson a décrit sous le nom de *glande proboscidienne* un massif mésodermique, richement irrigué et formé de cellules qui se chargent de granulations (*gp*). Il le considère avec vraisemblance comme un organe excréteur, dont les produits seraient expulsés par le pore proboscidien.

Système nerveux. — Le système nerveux est remarquablement peu développé. Sa portion essentielle consiste en deux cordons médians, l'un dorsal, l'autre ventral. Ils sont plongés dans la partie profonde de l'épiderme, avec lequel ils se confondent plus ou moins. Cependant, dans la région du collier, le cordon dorsal est un tube individualisé (N) et séparé de l'exoderme, dont il dérive par une invagination semblable à celle qu'on rencontre chez les Vertébrés. Il y a tendance à une spécialisation analogue à celle du cordon neural des Ascidies et de la moelle épinière de l'*Amphioxus*. Les deux cordons sont réunis par une commissure nerveuse, située dans la région postérieure du collier, et elle aussi plongée dans l'exoderme. Enfin le cordon dorsal se continue en avant par un plexus nerveux proboscidien, développé surtout à la base de la trompe. On ne trouve de cellules ganglionnaires que dans la portion individualisée du collier. Nous n'avons guère rencontré chez les Artiozoaires, sauf peut-être chez les Plathelmintes, d'exemple d'un système nerveux aussi peu différencié. A part la région ganglionnaire que nous venons d'indiquer, et qu'on peut, avec Semper, appeler le *ganglion central*, le système nerveux ne s'élève pas au-dessus de l'état que nous lui avons trouvé chez les Cœlentérés.

Il n'existe pas d'organes sensoriels spéciaux, mais il existe dans tout l'exoderme une multitude de cellules neuro-épithéliales, en connexion avec les fibres nerveuses sous-jacentes.

Les sexes sont séparés ; les ovaires et les testicules sont des follicules simples ou ramifiés, s'ouvrant par des orifices à l'extérieur, et disposés en séries de chaque côté du corps, au-dessous de la ligne des orifices branchiaux.

Affinités du Balanoglossus. — Les traits généraux de l'anatomie du *Balanoglossus* l'isolent singulièrement des Invertébrés. On le classa d'abord parmi les Vers, dans un groupe spécial, celui des *Entéropneustes*. Metschnikoff montra, en 1861, que la larve était un organisme décrit antérieurement

par J. Müller sous le nom de *Tornaria*. Elle présente avec les larves adaptatives des Échinodermes une ressemblance extérieure si grande que le savant embryogéniste crut devoir faire du *Balanoglossus* une classe d'Échinodermes, les *Bilateralia*. Mais il ne fut pas suivi dans cette voie, qui ne tenait aucun compte de l'anatomie de l'adulte. L'hypothèse doit être abandonnée depuis l'étude d'une larve à développement direct, celle du *B. Kowalevskii*.

Les recherches de Bateson ont montré d'assez nettes affinités avec les *Chordata*, et en particulier avec l'*Amphioxus*.

Les principaux traits qui autorisent ce rapprochement sont les suivants :

1° Le singulier organe d'origine endodermique que nous avons décrit sous le nom de *notochorde* est comparable à la corde dorsale des Vertébrés. A la vérité, son faible développement et ses rapports persistants avec le tube digestif ont permis à plusieurs zoologistes d'élever des objections contre un rapprochement avec l'axe squelettique des *Chordata ;* mais si l'on prend en considération l'origine de la notochorde, le singulier mode de dégénérescence qu'offrent les cellules de sa partie antérieure dépourvue de lumière, et la structure qui en résulte, tout à fait semblable à celle de la corde dorsale des Vertébrés, l'homologation s'impose à l'esprit ; d'ailleurs c'est l'*Amphioxus*, qui montre les connexions les plus proches, à cause du développement que prend la corde dans la portion préorale ;

2° La disposition de l'appareil branchial rappelle nettement celle de l'appareil branchial des *Chordata* aquatiques, et n'a d'analogue nulle part ailleurs. Les fentes branchiales ont, comme chez l'*Amphioxus*, la forme d'un U extrêmement allongé, et leurs parois sont soutenues, comme dans ce dernier type, par des baguettes solides ;

3° Chez l'*Amphioxus*, ces fentes ne font pas communiquer le tube digestif avec l'extérieur, mais avec une *cavité atriale*, qui s'ouvre au dehors par un pore. Le repli operculaire des Hémichordes peut être considéré comme le rudiment de la paroi d'une cavité atriale ; cette paroi naît en effet chez les Céphalochordes, comme un repli tégumentaire, qui prend un énorme développement et vient se souder en arrière avec le tégument ne laissant qu'un orifice ;

4° Les *entonnoirs ciliés* qui font communiquer la cavité du collier avec l'extérieur ont leurs homologues chez l'*Amphioxus*, d'après les indications de Hatschek et de Lankester ;

5° L'origine et la position du ganglion central du *Balanoglossus* sont tout à fait analogues à ce qui a lieu chez tous les *Chordata*. La seule différence consiste dans la localisation du ganglion des Hémichordes ;

6° L'origine du mésoderme est due, comme chez l'Amphioxus, à des invaginations de l'hypoblaste, dont une antérieure impaire, et les suivantes paires et symétriques ; le nombre seul de ces dernières varie : il en existe deux paires chez le *Balanoglossus*, vingt-huit chez l'*Amphioxus ;*

7° Quant au pore proboscidien, il est nettement l'homologue du canal qui, chez l'*Amphioxus*, fait communiquer la cavité antérieure gauche avec l'extérieur. Il devient, dans ce dernier type, la fossette olfactive. Bien qu'il n'ait pas chez le *Balanoglossus* le même sort, il n'est pas sans intérêt de remarquer qu'il est aussi en connexion avec un fort bourrelet nerveux. Bateson a montré aussi que le pore proboscidien et la glande proboscidienne peuvent être comparés à l'entonnoir cilié et à la glande neurale des Ascidies, ainsi qu'au corps pituitaire des Vertébrés.

II. — TUNICIERS (UROCHORDES) (1).

Définition. — Les Tuniciers doivent leur nom au revêtement

(1) Roule. *An. Musée d'Hist. nat. Marseille*, t. II, 1884. — Giard. A.Z.E., t. I et II, 1872-73. — Herdmann, Challenger Reports, t. VI, et XIV, 1882, 1886, 1888. — Lahille. Thèse de doctorat, 1890.

cuticulaire qui entoure complètement leur corps en forme de sac ou de tonnelet. Cette *tunique* ne présente que deux orifices servant, l'un à l'entrée, l'autre à la sortie de l'eau. L'organe le plus caractéristique est un sac faisant suite immédiatement à l'orifice d'inspiration, et limité par une membrane mince, percée d'orifices qui font communiquer la cavité du sac avec un espace périphérique s'ouvrant au dehors par l'orifice de sortie. Les viscères sont placés soit sur les côtés de ce sac, soit en arrière, où ils forment une masse plus ou moins développée et plus ou moins indépendante.

Ces divers caractères semblaient pour Cuvier devoir rattacher les Tuniciers aux Acéphales; le plan général d'organisation paraissait concorder suffisamment, et la disposition spéciale aux Tuniciers était due simplement à une soudure complète des deux lobes du manteau et des deux branchies sur la ligne ventrale, soudure qui s'observe à des degrés divers dans les Acéphales. Les orifices représentaient les deux siphons. Quant à la tunique, il était naturel de l'assimiler à la coquille.

Mais le progrès des études anatomiques, et la connaissance de l'embryogénie, ont montré que ces analogies étaient superficielles, et l'étude de formes larvaires nageuses munies d'un appendice caudal natatoire, parcouru par une corde dorsale, et présentant une anatomie très semblable à celle de l'*Amphioxus*, a montré que les Tuniciers se rattachent au contraire aux *Chordata*, et particulièrement aux formes inférieures du groupe ; ils rentrent donc dans le groupe des *Protochordes*.

La plupart d'entre eux perdent à l'état adulte ces caractères primordiaux permettant de les rattacher au phylum Vertébré. Le seul qui persiste est celui que présente le sac branchial. Abandonnant la conception signalée plus haut par comparaison avec les Mollusques, nous devons le regarder comme représentant la portion antérieure du tube digestif, que les fentes branchiales font communiquer primitivement avec l'extérieur, mais secondairement avec une cavité périphérique formée ultérieurement.

Les adultes, profondément modifiés par la fixation, montrent en effet une remarquable dégénérescence, qui explique l'erreur qui a été si longtemps commise relativement à la place des Tuniciers dans la classification. Un petit groupe, toutefois, celui des *Appendiculaires*, est formé d'animaux qui ont conservé leur liberté, et en même temps leurs caractères ancestraux.

Malgré leur petite taille, leur organisation est plus élevée, plus complexe, et ce sont les moins dégénérés des Tuniciers.

Les autres Tuniciers peuvent être réunis dans la classe des *Ascidiomorphes*, où deux groupes doivent être établis : l'un, comprenant les *Thaliacés* (Salpes), renferme des types demeurés pélagiques, mais fort éloignés cependant de la forme ancestrale, bien qu'ils présentent quelques détails d'organisation indiquant une moindre spécialisation ; l'autre comprend les Tuniciers fixés, les Ascidies, les plus spécialisés du groupe. Parmi ces derniers, se manifeste une tendance remarquable au bourgeonnement et à la formation de colonies.

Tous les stades sont d'ailleurs représentés, et il existe des Ascidies solitaires (*Ascidies simples*), des Ascidies bourgeonnant, et dont les blastozoïdes restent unis entre eux par des stolons, sans présenter de modifications spéciales (*Ascidies sociales*) ; enfin des *Ascidies composées*, où le bourgeonnement amène la formation de colonies, dont les divers individus s'associent, en prenant vis-à-vis les uns des autres une dépendance plus caractérisée.

Dans tous les cas, un individu en particulier, quel que soit le degré de solidarité qu'il garde avec ses congénères, est un *ascidiozoïde*.

En résumé, l'étude des Tuniciers comprend les paragraphes suivants :

1° Étude des formes ancestrales, les *Appendiculaires ;*

2° Étude des *Ascidiozoïdes*, et de leurs rapports avec les Appendiculaires ;

3° Modifications dues à l'association en colonies ;

4° Modifications propres aux *Thaliacés*, et dépendant surtout de leur existence pélagique ;

5° Affinités des Tuniciers.

§ 1. — *Anatomie comparée des Appendiculaires* (1).

Le groupe des Appendiculaires ne renferme que quatre genres avec douze espèces. Tous ces êtres sont libres et pélagiques. Le fait le plus caractéristique de la morphologie extérieure est l'existence d'un long appendice locomoteur, la *queue*, attaché au milieu de la face ventrale, et dirigé en avant (fig. 430, *q*). Il peut atteindre 3 ou 4 fois la longueur du corps, et se meut par de rapides ondulations comme la queue d'un têtard de Grenouille.

L'ectoderme sécrète sur toute son étendue une épaisse couche cuticulaire, homologue de la *tunique* des autres Tuniciers, et à laquelle on peut encore donner ce nom. Mais elle ne renferme

(1) Fol. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève, t. XXI, 1872.

jamais de cellules, et l'animal peut l'abandonner de temps en temps, pour s'en sécréter ensuite une nouvelle.

Appareils digestif et respiratoire. — La bouche (*b*), située à l'extrémité antérieure du corps, est entourée d'un repli saillant; elle conduit dans une large *poche pharyngienne*, appelée aussi sac *branchial* (*p*). L'eau qui a pénétré par la bouche dans cette cavité peut, ou bien se rendre dans l'œsophage, ou bien s'échapper au dehors par deux *canaux ciliés*, produits par des invaginations venant de l'endoderme et de l'exoderme au-devant l'une de l'autre. Ces canaux sont placés symétriquement, à la partie postérieure de la chambre branchiale, sur la face ventrale, et vont s'ouvrir par les *stigmates* (*o*) à la naissance de la queue. Ils correspondent aux fentes branchiales de l'Amphioxus et des Vertébrés.

Sur la ligne médio-ventrale du sac pharyngien, existe une disposition qui est très générale chez les Tuniciers; c'est une gouttière médiane limitée par deux replis parallèles, faisant saillie dans la cavité du sac. Cet ensemble constitue l'*endostyle* (*v*).

Les parois du sillon sont tapissées de cellules glandulaires et de cellules ciliées, très nombreuses. Le rôle de l'endostyle, d'après les recherches de Fol, est la sécrétion d'un mucus destiné à agglutiner les particules alimentaires en petits bols, que le mouvement des cils entraîne vers la bouche.

L'endostyle manque chez la *Kowalevskia;* chez les autres Appendiculaires, il est localisé dans le tiers ou dans la moitié antérieure de la ligne médio-ventrale du sac branchial. Dans le voisinage partent deux rubans ciliés, les *rubans péripharyngiens*, qui montent obliquement pour se réunir sur la ligne médio-dorsale. Ils sont extrêmement constants chez les Tuniciers, et servent à amener les particules alimentaires à l'entrée de l'œsophage. C'est en effet au côté dorsal et dans le fond du sac que se trouve celle-ci. L'œsophage qui lui fait suite se recourbe postérieurement et arrive à un large estomac (*E*). L'intestin revient en avant et aboutit à l'anus (*a*), orifice indépendant, placé sur la ligne médiane, en avant des stigmates.

Notochorde et myotomes. — Dans toute l'étendue de la queue, court un cordon de soutien, de consistance cartilagineuse; c'est la *notochorde*, ou plutôt l'*urochorde*, puisqu'elle ne se continue pas au-dessus de la masse viscérale et du pharynx. Au-dessus et au-dessous se trouvent des masses musculaires, divisées en segments, les *myotomes*, et servant à la locomotion de la queue. Cette position suppose une torsion de 90° subie par l'appendice caudal. Les myotomes devraient en effet être placés latéralement.

Appareil circulatoire. — L'appareil circulatoire est très réduit.

Aucun organe même, chez la *Kowalevskia*, ne lui est spécialement dévolu, et le sang, dépourvu de corpuscules, ne peut être mis en mouvement dans les espaces cœlomiques que par les contractions des muscles du corps. Dans les autres Appendiculaires, il existe un cœur (*c*), placé sur la ligne médiane au-dessous de l'estomac. Il présente deux orifices, sans aucune trace de vaisseaux. Les globules du sang manquent totalement, et ce n'est que grâce à la présence de parasites, que Fol a pu reconnaître la *réversibilité du cœur*, phénomène très général et très caractéristique des Tuniciers. Nous verrons en effet que, dans tous les groupes, le sens des battements du cœur n'est pas défini. Pendant un certain nombre de contractions, le sang est poussé dans un sens, puis le phénomène change brusquement et, pendant une seconde période, le sang traverse le cœur en sens inverse, pour reprendre ensuite sa première direction.

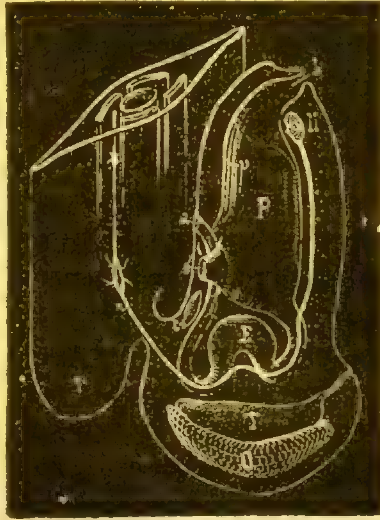


Fig. 430. — Schéma d'un Appendiculaire ; *b*, bouche ; *p*, cavité pharyngienne (cavité branchiale); *o*, orifices branchiaux (stigmates) ; *v*, endostyle ; les arcs ciliés sont figurés par une ligne pointillée ; E, estomac ; *a*, anus ; *c*, cœur ; T, testicule et son canal ; O, ovaire ; N, cerveau ; *n*, cordon nerveux caudal, avec le ganglion caudal à l'origine ; *q*, queue, sectionnée vers le milieu, pour montrer l'asymétrie qui résulte d'une torsion de 90° vers la gauche : au centre, l'urochorde ; au-dessus et au-dessous les myotomes ; à gauche, le cordon nerveux (Lahille).

Système nerveux. — L'appareil de la sensibilité est plus développé que dans les autres groupes de Tuniciers. Le système nerveux central se compose d'un ganglion volumineux (*cerveau*) (*N*), placé à l'extrémité antérieure du corps, au-dessus du pharynx, et d'un cordon nerveux (*n*), faisant suite au ganglion et s'étendant le long du sillon dorsal du pharynx. Il s'incurve ensuite ventralement, passe à travers les viscères digestifs, pour pénétrer dans la queue, qu'il suit d'un bout à l'autre, rejeté sur le côté gauche de la corde dorsale par la torsion signalée plus haut.

Dans cette région caudale, le cordon se renfle de distance en distance en de petits ganglions donnant naissance aux nerfs moteurs et sensitifs.

Le cerveau est en rapport avec les organes des sens spéciaux. Il porte sur sa portion moyenne un otocyste globuleux, contenant une otolithe, maintenue en place par les soies auditives qui

tapissent la cavité intérieure. Des nerfs issus de l'extrémité antérieure du cerveau se rendent à un paquet de cellules sensorielles, sans doute tactiles, situées sur le bord ventral de l'ouverture branchiale. Enfin, un canal cilié, partant du pharynx, arrive jusqu'au voisinage du cerveau; on l'avait pris jusqu'ici pour un organe olfactif. Son mode de développement semblerait en effet le confirmer et l'analogie avec l'organe de Spengel des Pulmonés aquatiques est curieuse à signaler. Mais on n'y trouve pas de cellules sensorielles, ni de connexion nerveuse avec le ganglion. Pour van Beneden et Julin, c'est simplement le canal excréteur d'une glande spéciale, la *glande hypoganglionnaire*, très générale chez les Tuniciers, sur laquelle nous reviendrons à propos des Ascidies, et qui représente l'hypophyse des Vertébrés.

Organes génitaux. — Les Appendiculaires comme tous les Tuniciers sont hermaphrodites. Mais, comme le testicule est mûr avant l'ovaire, il n'y a pas autofécondation. Cette protandrie est une exception parmi les Tuniciers, qui sont en général protogynes. Les glandes sexuelles sont logées tout à fait dans la partie postérieure du corps, et consistent en un ou deux sacs (T,O). Les spermatozoïdes s'échappent par un canal qui s'ouvre dorsalement; les œufs sont au contraire mis en liberté par déhiscence de la paroi du corps.

§ 2. — *Développement d'une Ascidie simple* (1).

Pour comprendre comment une Ascidie proprement dite peut dériver d'une forme analogue à un Appendiculaire, il faut que nous indiquions les grands traits du développement embryogénique chez un Tunicier du groupe des Ascidies, chez une Phallusie par exemple. Les premiers stades sont d'ailleurs communs à tous les Tuniciers.

L'œuf donne naissance tout d'abord à un organisme ayant la forme d'une *gastrula* aplatie et ovoïde, dont le blastopore est situé, comme le montre la suite du développement, à la partie postérieure de la face dorsale (fig. 431, I, *eo*).

Mais bientôt, le corps se prolonge en arrière en une longue queue, qui se recourbe ventralement, et c'est sous cette forme que la larve sort de l'œuf. Sa portion antérieure (tête) volumineuse et sa queue allongée se terminant en pointe lui donnent l'aspect d'un *têtard*; c'est sous ce nom ou sous celui de *larve urodèle* qu'on la désigne communément.

(1) Kowalesky. Mém. Académ. Saint-Pétersbourg, t. VII, 1866. — Id., A.M.A, t. VII, 1871. — Kupffer. A. M. A, t. VI, 1870.

Développement du système nerveux (1). — Le premier appareil que l'on voit se différencier est le système nerveux. Il naît, *comme chez les Vertébrés*, par un double repli longitudinal de l'épiblaste

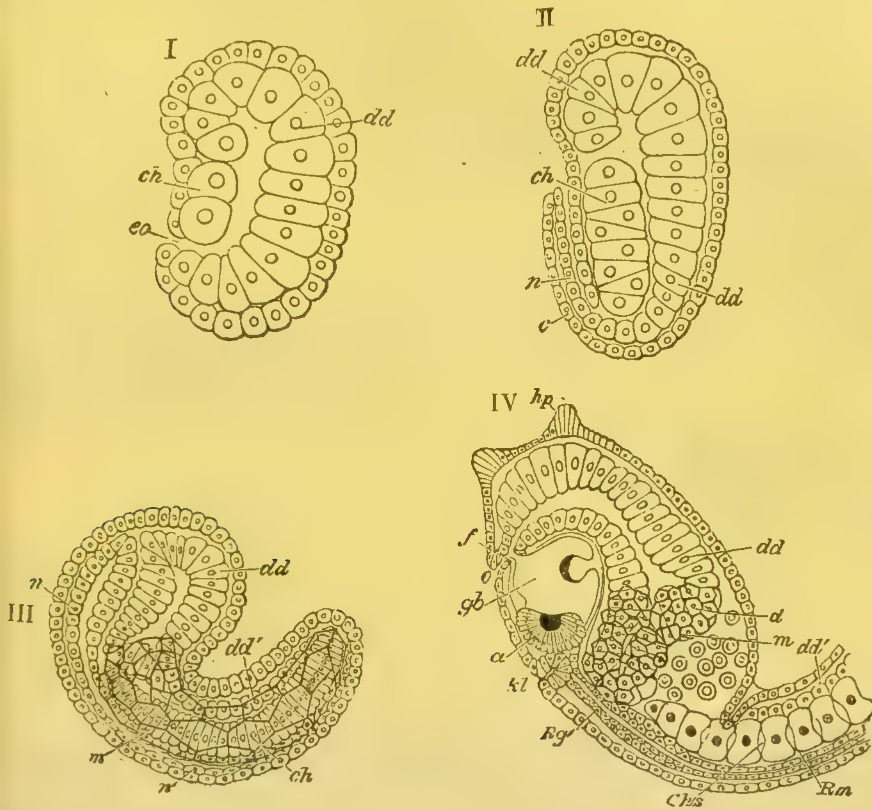


Fig. 431. — Développement de la *Phallusia mamillata* (Les embryons sont représentés en coupes optiques longitudinales).

I. Stade *gastrula* : *eo*, blastopore ; *dd*, cellules hypoblastiques du revêtement intestinal ; *ch*, cellules hypoblastiques commençant à se différencier pour former l'urochorde.

II. Formation du canal neural : *ch* et *dd*, comme dans la figure précédente ; *n*, paroi supérieure du canal neural ; *c*, épiblaste refermé au-dessus du canal neural. En avant, le canal neural n'est pas encore clos. Le canal neurentérique se voit en arrière, mais n'est pas désigné par une lettre.

III. Le canal neural est complètement fermé : *m*, muscles; *dd'*, portion ventrale de l'hypoblaste de la queue.

IV. Larve venant d'éclore. L'extrémité de la queue n'est pas représentée : *o*, bouche ; *dd*, parois de la cavité pharyngienne ; *d*, bourgeon destiné à former le tube digestif; *m*, muscles, *kl*, invagination atriale droite; *Rm*, corde dorsale ; *Chs*, ses disques ; *Rg*, moelle épinière ; *gb*, vésicule cérébrale; *f*, sa communication avec la bouche; *a*, œil; un peu plus loin, l'otocyste (Kowalevsky).

de la face dorsale, commençant un peu en arrière du blastopore et limitant une gouttière médiane (fig. 432 A, *mg*). Les deux replis s'affrontent sur la ligne médiane, transformant la gouttière

(1) Van Beneden et Julin. *Le système nerveux des Ascidiens adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles.* A.B., t. X, 1881.

en un tube nerveux (fig. 432 B, *nc*), qui s'isole peu à peu de l'ectoderme général refermé au-dessus de lui. Ce tube se dilate à sa partie antérieure, où se forme une grosse vésicule qui reste longtemps ouverte à l'extérieur. Par suite de la fermeture du tube, le blastopore cesse de s'ouvrir à l'extérieur ; il aboutit dans le tube nerveux, avec lequel la cavité archentérique se trouve ainsi en communication (fig. 431, II). Le canal qui l'établit se retrouve, à un stade correspondant du développement, chez l'*Amphioxus* et un grand nombre de Vertébrés inférieurs, à la partie postérieure du tube nerveux. C'est le *canal neurentérique*. Plus tard il s'atrophie, ainsi que l'orifice antérieur du tube nerveux. De la sorte, dans la larve complètement formée, le système nerveux est une cavité close composée de deux parties : une vésicule antérieure,



Fig. 432. — Coupe transversale d'un embryon de *Phallusia mamillata*. — A. Coupe à l'extrémité antérieure, montrant la formation de la gouttière médullaire, *mg*; *al*, archentéron. — B. Coupe de la région caudale; *nc*, canal neural, complètement fermé; *ch*, urochorde ; *me*, muscles; *al*, reste de l'hypoblaste caudal (Kowalevsky).

le *cerveau*, et un tube postérieur, le cordon dorsal (*moelle épinière*) (fig. 431, IV, *gb*, R*g*).

Cette dernière est formée à la fois de fibres et de cellules nerveuses, les cellules étant centrales. Elle occupe la partie dorsale de la queue, et Kupffer en a vu partir trois nerfs, se rendant aux muscles de cet organe.

Le cerveau lui-même est divisé en deux parties :

1° En arrière, un ganglion presque compact, avec de grandes cellules nerveuses ; un fin canal le traverse et met en relation le tube médullaire avec la vésicule cérébrale;

2° En avant, se trouve la vésicule proprement dite à parois très minces.

C'est à l'intérieur de cette dernière que se développent l'œil et l'organe auditif.

L'œil (*a*) est situé sur la paroi dorsale ; il comprend :

1° Un appareil réfringent, tourné vers la cavité et composé

d'un ménisque concave-convexe (cornée) et d'une lentille biconvexe (cristallin) ;

2° Une couche pigmentaire entourant la partie postérieure du cristallin ;

3° Un appareil rétinien, formé de cellules columnaires en contact avec le pigment.

L'otocyste est au contraire fixé par un petit pédoncule à la paroi ventrale du cerveau. Il est constitué comme celui des Appendiculaires.

Développement de la notochorde. — L'archentéron, d'abord simple sac occupant le centre de la gastrula, se divise bientôt en une partie thoracique, large et spacieuse, et une portion caudale, dont la lumière se réduit à une simple fente. Bientôt la portion thoracique s'isole en un sac clos, tandis que la portion caudale se désagrège (fig. 432 B) ; les parois de celle-ci subissent des modifications profondes : la paroi dorsale devient la *notochorde* (*ch*), les parois latérales donnent les muscles de la queue, divisés en segments latéraux, les *myotomes* (*me*). Enfin la portion inférieure donnerait, suivant Kowalevsky, les globules du sang (?). La notochorde, ainsi placée entre le tube nerveux et ce qui représente le tube digestif, occupe la position de l'axe squelettique des Vertébrés. C'est un cordon de consistance cartilagineuse, présentant de distance en distance des épaississements discoïdes. Peu à peu ces disques s'accroissent, repoussent les cellules sur les côtés, et se soudent en un axe hyalin, auquel ces cellules forment une gaine.

Développement du tube digestif. — La partie thoracique de l'archentéron donne à elle seule tout le tube digestif.

Elle forme elle-même le pharynx ou cavité branchiale de l'adulte, et se met rapidement en communication avec l'extérieur, grâce à une invagination de l'épiblaste qui forme la bouche.

A la partie postérieure naît un diverticule, qui se recourbe et revient vers la face dorsale ; c'est lui qui formera l'œsophage, l'estomac et l'intestin, c'est-à-dire toute la portion réellement digestive (fig. 431, IV, *d*).

Enfin un orifice se forme entre la vésicule cérébrale et le pharynx. Les parois de cet orifice forment plus tard le prétendu pavillon olfactif, qui n'est qu'une portion de la glande hypoganglionnaire, il représente l'hypophyse des Vertébrés (van Beneden et Julin).

Formation de la branchie et de la cavité péripharyngienne. — Bientôt après la formation du tube digestif, il se produit sur la face dorsale deux invaginations exodermiques, placées symétri-

quement. Elles s'ouvrent en définitive dans le sac branchial, et correspondent par suite aux deux canaux stigmatiques des Appendiculaires (fig. 433, I). Mais une modification profonde se produit ici. Au lieu d'affecter la forme de simples canaux, chacune de ces deux invaginations se dilate en formant un sac aplati, qui s'insinue entre la paroi du corps, et celle du pharynx, primitivement confondues (II). Ces deux sacs sont les *cavités atriales.* L'anus s'ouvre dans celle de gauche. Peu à peu les deux cavités

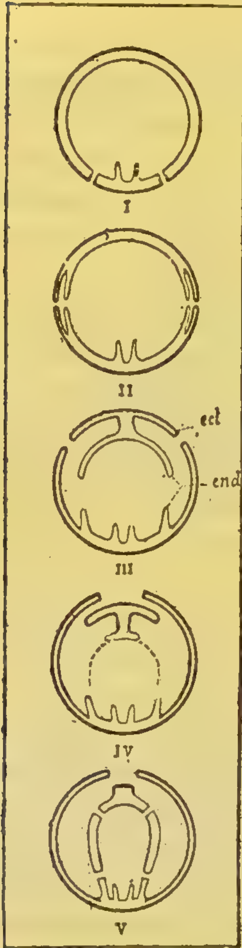


Fig. 433. — Schéma de la formation et de la disposition de la branchie dans les divers groupes de Tuniciers (coupes transversales de la région branchiale). Dans toutes les figures, les deux replis qui font saillie, sur la ligne médio-ventrale, dans la cavité branchiale, représentent les lèvres de l'endostyle. L'ectoderme est représenté par un trait plus fort que l'endoderme.

I. Type des Appendiculaires: deux stigmates simples, sur la face ventrale, conduisant directement du pharynx à l'extérieur.

II. Premier stade de la formation de la cavité péripharyngienne des Ascidies. — Les stigmates ont remonté latéralement, et chacun des canaux s'est dilaté en un sac atrial, qui commence à séparer le manteau de la branchie.

III. Continuation du processus, les cavités atriales se sont élargies; *end*, endostigmates; *ect*, ectostigmates remontant latéralement et se rapprochant sur la ligne médio-dorsale.

IV. Schéma de la branchie des Salpes. Les ectostigmates sont confondus sur la ligne médio-dorsale. Les endostigmates sont considérablement élargis et séparent la branchie en deux segments: le segment ventral se réduit à deux replis symétriques, le segment dorsal constitue la branchie des auteurs.

V. Schéma de la branchie des Ascidiens. Le sac branchial est définitivement constitué; il est percé de trémas faisant communiquer le pharynx et la cavité péripharyngienne.

arrivent au contact l'une de l'autre et ne sont plus séparées que par deux cloisons longitudinales, l'une médio-dorsale, l'autre médio-ventrale (III). Cette dernière persiste indéfiniment; l'autre au contraire se résorbe, et les deux cavités atriales se confondent en une seule, appelée aussi *cavité péripharyngienne.* De là résulte la formation de deux sacs enfermés l'un dans l'autre, le sac extérieur est le *manteau;* l'intérieur, le *sac branchial.* Ils ne sont en continuité que sur la ligne médio-ventrale. C'est leur ensemble qui constitue la paroi du corps proprement dite (V). Les canaux stig-

matiques ne sont plus visibles; mais on peut encore distinguer leurs orifices externes et internes, auxquels on peut donner les noms d'*ecto-* et d'*endo-stigmates*. Les endostigmates se confondent bientôt au milieu des trémas, dont on ne peut les distinguer.

Les ectostigmates se rapprochent peu à peu l'un de l'autre et finissent par se confondre sur la ligne médiane dorsale (fig. 433, V).

De nombreux orifices percent la paroi du sac branchial, et mettent en communication le pharynx et la cavité péripharyngienne; on leur donne le nom de *trémas*.

Affinités des larves urodèles des ascidiomorphes. — La ressemblance de la larve urodèle avec les Appendiculaires est de toute évidence. Il suffit pour s'en convaincre d'énumérer les points communs :

1° Corps à symétrie bilatérale nette et formé de deux parties : une partie antérieure et une longue queue, repliée ventralement. Chez les Appendiculaires, la flexion est plus complète, et la portion initiale de la queue s'étant soudée à la face ventrale, la queue semble insérée au milieu de celle-ci. Cette soudure est réalisée aussi chez les Ascidies qui se développent dans l'œuf ou dans le corps de la mère (*Clavelina*). De plus cet appendice semble avoir subi chez les Appendiculaires une torsion, le cordon nerveux étant à gauche, et les myotomes étant horizontaux, au lieu que chez les Ascidies ces organes sont placés symétriquement par rapport au plan médian.

2° Notochorde développée dans la queue (urochorde);

3° Muscles de la queue divisés en myotomes sériés;

4° Système nerveux formé d'un cerveau et d'un cordon dorsal (moelle épinière);

5° Tube digestif formé d'un pharynx, servant en même temps d'organe respiratoire, et d'une portion purement digestive;

6° Communication primitive de la cavité pharyngienne avec l'extérieur par deux canaux. Les stigmates (orifices externes) sont ventraux chez les Appendiculaires; chez les Ascidies, ils sont latéraux, et se rapprochent peu à peu de la ligne médio-dorsale, où ils se confondent en un seul; les Appendiculaires représentent à ce point de vue un stade plus primitif que les larves urodèles.

On doit donc considérer les Appendiculaires comme des représentants permanents de la forme ancestrale des Ascidies fixées, puisque celles-ci passent d'abord par une forme Appendiculaire. Il faut donc admettre que les Tuniciers dérivent primitivement d'animaux pélagiques.

Nous allons voir combien l'adulte est différent de cette forme larvaire, et combien est grande la métamorphose par laquelle

ces animaux pélagiques se sont peu à peu adaptés à la vie fixée.

Il nous faut toutefois auparavant montrer les affinités spéciales que présentaient avec les Vertébrés les ancêtres pélagiques des Tuniciers. Qu'on s'adresse à la forme larvaire urodèle, ou à la forme permanente Appendiculaire, les faits essentiels de l'organisation sont les suivants :

1° Système nerveux formé par un *double repli médullaire longitudinal*, situé tout entier *à la surface dorsale du tube digestif*, et formé d'une *moelle épinière* et d'un *renflement cérébral* ;

2° Au début du développement, *communication du tube nerveux et de l'archentéron* à la partie postérieure, par le blastopore transformé en *canal neurentérique* ;

3° Cavité péribranchiale formée par une *double involution de l'épiblaste* ;

4° Un *axe squelettaire médian, placé entre le système nerveux et le tube digestif et formé aux dépens de l'hypoblaste.*

Ces caractères sont *identiquement* ceux que l'on rencontre dans le développement des Vertébrés, et ils se trouvent en opposition avec les caractères de tous les autres embranchements.

Il est donc vrai de dire que les ancêtres des Tuniciers se rattachaient à la souche originelle des Vertébrés, et que la plupart n'ont perdu leurs caractères primitifs que par une dégénérescence due à la fixation. Ainsi se vérifie le rattachement du groupe qui nous occupe à l'embranchement des *Protochordes.*

§ 3. — *Anatomie comparée des Ascidiozoïdes* (1).

Contrairement à ce qu'on avait admis jusqu'à ces dernières années, les récents travaux montrent qu'il n'y a pas lieu de séparer dans deux groupes distincts les Ascidies simples et les Ascidies composées. Les divers groupes ont évolué parallèlement de façon à produire des espèces coloniales et des espèces simples, mais tout en conservant leurs caractères différentiels. Les Ascidies composées sont donc polyphylétiques et on ne peut les considérer comme formant un groupe naturel.

Nous diviserons donc les Ascidies en un certain nombre d'ordres, dont chacun pourra comprendre à la fois des formes simples et des formes coloniales.

Nous étudierons d'abord les individus eux-mêmes, les *ascidiozoïdes.* Notre description s'appliquera d'ailleurs aussi bien aux formes isolées, qu'aux individus constituant des formes coloniales.

Nous réserverons pour un paragraphe spécial l'étude du mode d'association et des modifications entraînées par la forme coloniale.

Forme générale. Orientation. — Une Ascidie simple a la forme d'un sac présentant deux orifices, un orifice afférent, la *bouche*

(1) De Lacaze-Duthiers. A.Z.E, t. III et t. VI, 1874, 1877. — Voir aussi les travaux de Giard, Herdmann, Lahille, etc.

(orifice branchial), permettant l'entrée de l'eau nécessaire à la respiration et à la digestion ; un orifice efférent (orifice atrial ou cloacal) entraînant l'eau qui a traversé la branchie, et les déjections sorties du tube digestif (fig. 431). L'orifice buccal est placé à l'extrémité du grand axe, l'autre latéralement. Ce dernier indiquera pour nous la face dorsale, tandis que l'orifice buccal définit l'extrémité antérieure. Cette orientation est la seule logique. Elle est contraire à celle qu'avait proposée de Lacaze-Duthiers, pour qui l'orifice d'inspiration définit le pôle inférieur du corps, et l'orifice expirateur la partie postérieure. Mais cette dernière, inspirée par la comparaison avec l'Acéphale, doit disparaître, avec

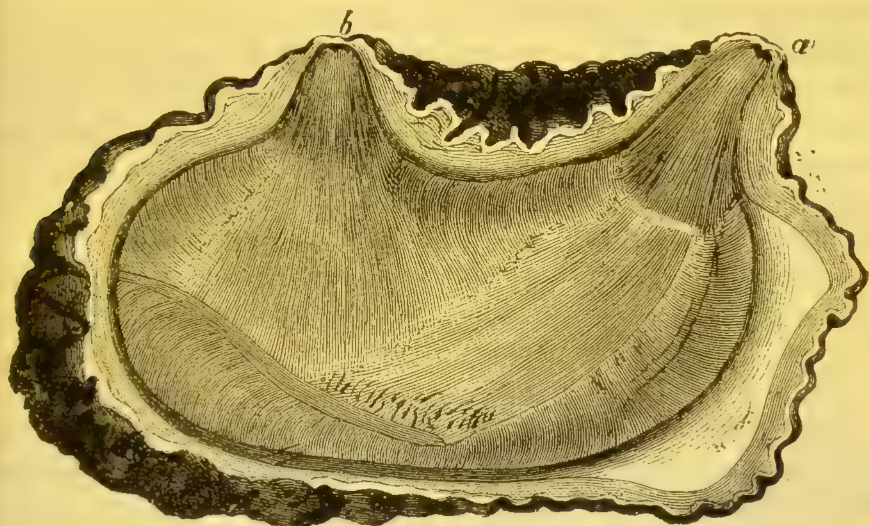


Fig. 434. — Ascidie placée dans la position morphologique. La tunique a été coupée sur la ligne médiane, pour montrer le manteau, qui en est séparé par une lacune à peu près complètement libre : *a*, orifice d'entrée, définissant l'extrémité antérieure ; *b*, orifice de sortie, définissant la face dorsale.

la théorie qui l'avait fait naître. L'animal étant fixé doit être orienté soit par comparaison avec les animaux libres qui lui sont étroitement alliés, soit en le comparant à la larve libre, qui a conservé une forme ancestrale nette, où l'orientation est possible. Ces deux procédés coïncident dans le cas actuel d'une façon complète ; que l'on compare les Ascidies au têtard larvaire ou à l'Appendiculaire, l'orientation seule possible est celle que nous avons indiquée précédemment.

La forme de sac à paroi continue, qu'affectent généralement les Ascidies, se trouve modifiée dans deux types intéressants : l'un d'eux est le *Chelyosoma*, des côtes du Groenland, où existe autour des deux orifices une rangée de plaques mobiles, cornées, triangulaires. Mais le plus remarquable est le *Rhodosoma* (*Che-*

vreulius), dont la tunique présente un repli se mouvant à l'aide de muscles spéciaux, et pouvant se rabattre comme un opercule au-dessus des deux orifices; ce type n'a pas peu contribué à l'assimilation, aujourd'hui abandonnée, des Tuniciers et des Acéphales.

Une autre forme spéciale doit être signalée ici, c'est la forme pédonculée des *Boltenia*, si abondamment représentée dans les grandes profondeurs (*Culeolus*).

Tunique (1). — Le corps tout entier est revêtu extérieurement par la *tunique*, qui forme une enveloppe protectrice résistante. C'est une production de nature cuticulaire, sécrétée par les cellules exodermiques. Au début c'est une mince cuticule, surmontant une assise de cellules exodermiques. A mesure qu'elle s'épaissit, des cellules exodermiques se détachent de l'assise continue, émigrent dans la zone cuticulaire, et contribuent à l'épaississement de la tunique. Celle-ci prend alors l'aspect d'un faux tissu conjonctif, formé de cellules fusiformes ou étoilées, de cellules vacuolaires et de cellules pigmentaires, incluses dans une substance interstitielle. Cette dernière est généralement homogène, hyaline, de consistance cartilagineuse et diversement colorée (*Phallusia*). Elle est essentiellement constituée par une substance très analogue à la cellulose, la *tunicine*.

Dans quelques cas, la structure devient fibreuse, et on a décrit, chez quelques espèces de *Salpes*, des spicules siliceux, dans quelques *Ascidies composées*, des corpuscules calcaires.

C'est par la tunique que les Ascidies se fixent au sol, grâce à des stolons irréguliers qui rampent sur le substratum, et y sont solidement fixés.

D'autres espèces n'ont pas d'attaches aussi fermes; elles vivent plongées dans le sable, auquel elles adhèrent par de petits filaments rhizoïdes émanés de toute la surface de la tunique.

Régions du corps. — Le corps d'une Ascidie peut originairement se diviser en deux parties : le *thorax*, en avant, dans la région occupée par le pharynx; l'*abdomen*, en arrière, où se trouvent placés les principaux viscères (estomac, intestin, organes génitaux, cœur, rein, etc.) (fig. 436). Une cavité générale se creuse généralement dans cette dernière portion, à l'intérieur du mésoderme. Il ne s'en produit pas dans la portion thoracique.

Cette disposition primitive ne se rencontre que rarement chez les Ascidies solitaires. Seule, la *Ciona* nous en offre un exemple; encore la portion abdominale est-elle très réduite. Mais par contre,

(1) Hertwig. Z.W.Z., t. VII, 1873; — Semper. Arb. Würzburg, t. II, 1875.

elle est très nette chez les *Clavelines* et chez un grand nombre d'Ascidies composées (*Distomus*, *Didemnum*, *Diplosoma*). Chez les *Polyclinum*, on peut même distinguer une troisième région, le *postabdomen*, où se localisent les glandes génitales (fig. 439).

Inversement, par un phénomène remarquable de céphalisation, une concentration extrême se manifeste dans beaucoup de types; il n'existe plus qu'une seule région, et les organes génitaux, ainsi que le tube digestif tout entier, se logent dans les parois de la région branchiale du corps (fig. 434). C'est la disposition que présentent le plus grand nombre des Ascidies simples, et, parmi les Ascidies composées, les *Botryllidés* et les *Polystyelidés*.

Manteau et sac branchial. — Dans la région thoracique, la paroi du corps est formée primitivement : 1° de l'exoderme avec la tunique; 2° du mésoderme avec ses fibres musculaires et conjonctives et ses espaces vasculaires; 3° de l'endoderme qui revêt la cavité pharyngienne. Mais, comme on l'a vu, dans la suite du développement, cette paroi subit d'importantes modifications. La principale est sa délamination en deux membranes, par la formation d'une *cavité péripharyngienne*, due à une involution de l'ectoderme. Il en résulte la formation de deux sacs : l'un interne, le *sac branchial;* l'autre externe, communément appelé le *manteau*. Les deux sacs sont soudés l'un à l'autre : 1° tout le long de la ligne médiane ventrale; 2° sur tout le pourtour de l'orifice buccal; 3° le long de la partie antérieure de la ligne médiane dorsale. Tout le reste de la cavité péripharyngienne est libre et n'est traversé que par les vaisseaux sanguins qui passent de la branchie au manteau. Elle est limitée par un épithélium qui tapisse aussi bien le sac branchial que le manteau, et est en continuité, d'une part avec le revêtement endodermique du sac pharyngien, d'autre part avec la couche épithéliale de la tunique.

Le manteau est donc formé d'une couche mésodermique comprise entre deux couches épithéliales, dont l'externe adhère seulement à la tunique.

Dans un grand nombre de genres, de vastes lacunes se creusent dans le mésoderme palléal, et séparent la tunique avec son revêtement épithélial de la portion sous-jacente. Ces lacunes, peu visibles sur l'animal vivant, se manifestent surtout dans les animaux conservés dans l'alcool, chez lesquels le manteau se contracte, et laisse entre lui et la tunique un large espace où courent seulement des vaisseaux et quelques trabécules conjonctives. Il n'y a continuité entre la tunique et le manteau qu'au niveau des orifices siphonaux. Aussi a-t-on décrit quelquefois le corps des Tuniciers comme formé de trois sacs emboîtés : la tunique, le

manteau, la branchie. C'est là un abus de langage, qui ne saurait être admis dans une description anatomique précise. Souvent d'ailleurs aucun espace ne sépare la tunique du manteau ; c'est le cas de toutes les *Ascidies composées* et de quelques formes simples (*Polycarpa viridis*, etc.).

Le manteau est parcouru par des muscles à fibres lisses qui s'entre-croisent en tous sens. Toutefois les muscles longitudinaux sont plus spécialement externes; les internes sont transversaux. Au niveau des orifices, ils s'orientent assez nettement, et forment de véritables sphincters. Le système musculaire est particulièrement développé chez les *Cynthiidés.*

Branchie. — Le sac branchial est, nous le savons déjà, la portion pharyngienne dilatée du tube digestif. Sa forme générale est à peu près celle du manteau, auquel le rattachent de courts tractus creusés de lacunes sanguines, qui traversent la cavité péripharyngienne. Dans quelques cas (*Phallusia mamillata*), il est plus long que le sac palléal, et se replie en arrière sur le côté gauche du corps. Il présente en avant un large orifice d'entrée correspondant à l'orifice buccal du manteau. Mais il passe sans se modifier devant l'orifice cloacal. La cavité péripharyngienne est, dans cette région, plus libre et plus vaste que partout ailleurs. On l'appelle parfois le *cloaque.*

De nombreux orifices, les *trémas*, sont percés dans le sac branchial, qui devient ainsi une membrane fenêtrée. Ils permettent à l'eau introduite par l'orifice buccal de passer dans la cavité péribranchiale et de s'échapper par l'orifice cloacal. Les lames qui séparent les fentes sont creusées de lacunes sanguines affectant souvent la régularité de vaisseaux, mais toujours dépourvues d'endothélium. Ce sont les *sinus branchiaux.*

Les plus constants sont des *sinus transversaux,* disposés circulairement comme les parallèles d'une sphère. Ils occasionnent parfois des côtes saillantes transversales du côté de la cavité branchiale, et séparent les trémas longitudinaux disposés en rangées régulières. Les sinus transversaux voisins sont mis en communication par des sinus longitudinaux creusés à travers les lames de séparation des trémas. Ces *sinus intertrématiques* sont moins constants et moins réguliers que les premiers.

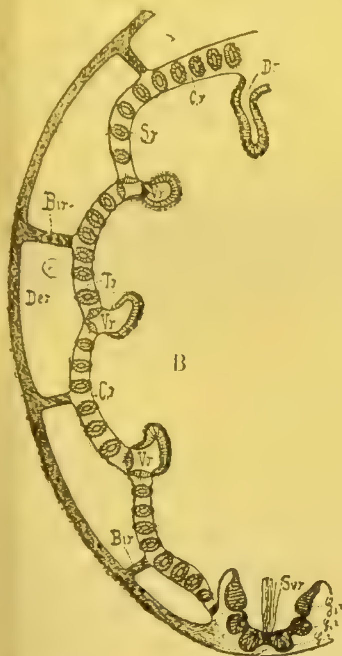
Morphologie de la branchie. — Les Ascidies qui présentent une branchie simple, sans plis ni travées sanguines accessoires, constituent un premier groupe, les *Aplousobranches,* que l'on considère comme renfermant les types les plus primitifs. Il ne comprend aucune forme simple, mais seulement des formes stolonifères (*Clavelina*) et le plus grand nombre des Ascidies composées (*Didemnidés, Distomidés, Polyclinidés, Aplididés*). Les *Botryllidés* seuls ne font pas partie du groupe.

Dans le groupe des *Phlébobranches* apparaissent de nouveaux sinus lon-

gitudinaux très particuliers (fig. 435, A, *Ppr*). Leur genèse, étudiée par Lahille, est bien singulière. Sur les côtes transversales seules, naissent des papilles creuses (*Pr*), dont la cavité communique avec le sinus transversal. Ces papilles s'allongent, se bifurquent et deviennent bifides. Les deux rameaux divergent, s'orientent en sens inverse, suivant la longueur de la branchie, et se soudent aux rameaux des papilles voisines. Les cavités se mettent en communication, et il en résulte un tube longitudinal continu, qui s'étend d'un bout à l'autre de la branchie, sans avoir de contact avec elle, et lui est relié au niveau des sinus transversaux par les bases des papilles primitives. On peut leur donner le nom de *travées longitudinales.*

Les Phlébobranches renferment surtout des formes simples et des formes stolonigemmes (*Ciona*, *Ascidia*, *Perophora*, etc.). Dans quelques espèces, les travées n'arrivent pas à se former complètement et la branchie ne présente que des papilles bifurquées (*Perophora*, *Ascidiella*). Ce sont des formes primitives, caractérisées par un arrêt de développement.

Les *Stolidobranches* sont les plus différenciées des Ascidies. Leur branchie est caractéri-



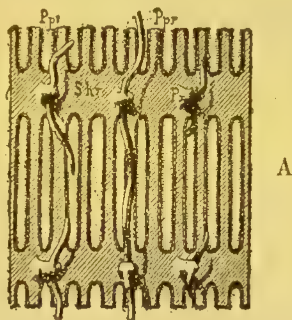


Fig. 435. — A. Vue intérieure d'une portion de la branchie de *Perophora banyulensis* (*Phlebobranche*). — *Shr*, sinus transversaux ; *Ppr*, travées longitudinales ; *Pr*, papilles bifurquées à leur extrémité en languettes divergentes, dont la soudure formera les travées.

B. Branchie de stolidobranche. — Coupe transversale de la moitié de la branchie du *Polycyclus violaceus* : *Der*, parois du corps ; *Bir*, sinus péribranchiaux ; *Tr*, trémas ; *Sr*, sinus intertrématiques ; *Cr*, côtes transversales dans lesquelles sont creusés les sinus transversaux (elles sont audessous du plan de la coupe) ; *Vr*, côtes longitudinales ; *Dr*, lames dorsales ; *Svr*, endostyle avec ses cellules longuement ciliées ; G_1, G_2, G_3, ses trois zones glandulaires (Lahille).

sée par des plissements longitudinaux, des plis méridiens, qui parfois se réduisent à des côtes longitudinales (fig. 435 B, *Vr*). Les travées longitudinales peuvent d'ailleurs persister et sont surtout serrées au sommet des replis. Ces formes sont surtout des formes simples (*Molgulidés*, *Cynthiidés*) auxquelles s'ajoutent, parmi les Ascidies composées, les *Botryllidés* et les *Polystyelidés*.

Dans quelques-uns de ces types, les sinus intertrématiques deviennent très irréguliers ; les trémas, sous leur dépendance, perdent leur disposition régulière ; ils deviennent courbes, ou parfois même se disposent suivant des lignes spiralées (*Molgula*, *Eugyra*).

Rubans ciliés de la branchie ; endostyle. — La surface interne du sac branchial présente à considérer trois régions importantes : la *gouttière péricoronale*, l'*endostyle*, la *lame dorsale*.

La *gouttière péricoronale* (rubans péripharyngiens, raphé antérieur, arcs ciliés) est disposée circulairement à l'entrée de la branchie. Elle est formée par deux replis. Le repli antérieur est continu et exactement circulaire. Le repli postérieur présente au contraire une discontinuité sur les lignes médianes dorsale et ventrale. Il s'y continue avec les replis qui forment l'endostyle et la lame dorsale.

L'*endostyle* (raphé ventral) (fig. 435 B, S*vn*) est en effet lui aussi une gouttière occupant le méridien ventral médian, et limitée par deux replis qui courent côte à côte tout le long du méridien ventral ; ils finissent par se rejoindre en arrière, non loin de l'entrée de l'œsophage, de façon que la gouttière se termine en cæcum. Les parois de la gouttière sont tapissées par un revêtement alternant de cellules glandulaires et de cellules ciliées. La constance de l'endostyle est un fait extrêmement remarquable, il offre dans toutes les Ascidies les mêmes connexions et la même structure.

La *lame dorsale* (lame épibranchiale, raphé dorsal) est moins constante. C'est un simple repli membraneux (fig. 435 B, D*r*) résultant de l'union des deux lobes du repli postérieur de la gouttière péricoronale et occupant le méridien dorsal. Sa longueur varie avec les espèces. Rarement (*Cynthia*, *Molgula*) il se creuse aussi d'une gouttière comme l'endostyle. Dans plusieurs genres, au lieu d'une lame continue, c'est une série simple ou double de languettes tentaculiformes qui font saillie dans le pharynx (*Ciona*, Ascidies composées) (fig. 439). Le rôle de ces divers raphés est encore peu net. D'après les recherches de Fol (1), il semble établi toutefois que les particules alimentaires sont englobées par le mucus que sécrètent les parois de l'endostyle. Il se forme ainsi de petits bols, que les cils du repli coronal et de la lame dorsale poussent ensuite vers l'orifice de l'œsophage.

Appareil digestif (fig. 436). — L'appareil digestif, très variable dans sa forme et ses dimensions, est toujours un tube recourbé, ouvert à ses deux extrémités; l'entrée de l'œsophage est situé à la partie postérieure du sac branchial, près de l'extrémité de l'endostyle, c'est-à-dire sur la face ventrale du sac branchial. Cet orifice est souvent entouré de deux lèvres en forme de croissant, s'enlaçant l'une l'autre. L'œsophage se dilate brusquement en arrière en une poche spacieuse, l'*estomac;* ses parois sont en général plissées, et, chez les Ascidies composées, présentent des cannelures caractéristiques (Giard), dont les lèvres se soudent parfois, transformant la cannelure en un cæcum glandulaire; puis vient

(1) Fol, M.J., t. I, 1875 et A.Z.E., t. III, 1874.

un conduit, toujours dans la direction de l'œsophage, le *postestomac*. Il constitue la région la plus postérieure du tube digestif. Ce dernier revient ensuite sur lui-même, forme l'*intestin* et le *rectum*, et celui-ci se termine à l'anus dans la cavité cloacale. Nous avons vu comment tout ce tube digestif pouvait être attaché sur les côtés du sac branchial, ou s'étendre dans l'abdomen, quand celui-ci existe.

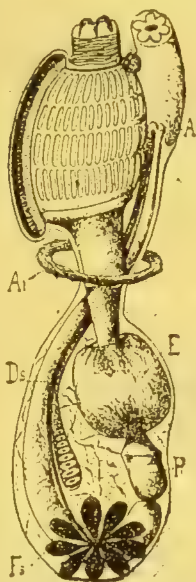


Fig. 436. — *Cystodites durus*. Individu vu du côté gauche. Il a été extrait de son enveloppe tunicière. Le contour seul du manteau est représenté, ce dernier étant supposé transparent. — E, estomac; *P*, post-estomac; *A*, anus; *Fs*, testicule; *Ds*, spermiducte; à côté l'ovaire; *Ai*, anneau de cellules tunicières adhérant à la tunique, et formant une couronne autour du pédoncule œsophago-rectal (LAHILLE).

Des glandes digestives sont annexées à l'appareil digestif des Tuniciers, et on leur donne souvent le nom de *foie*.

Ce n'est que dans les Cynthiidés et les Molgulidés, les types les plus élevés, à bien des égards, de tout le groupe des Ascidies, que ces glandes gastriques présentent un remarquable développement; c'est alors une masse glandulaire bien développée, mais sur les fonctions de laquelle on n'est pas fixé. Elle débouche dans l'estomac. Ce n'est que dans ce type qu'on rencontre dans la glande gastrique un tel développement. Chez quelques Ascidiidés et la plupart des Ascidies composées, les glandes gastriques ne se manifestent que comme des épaississements de la paroi stomacale. Ailleurs les cellules glandulaires sont simplement mélangées au revêtement épithélial de l'estomac.

ORGANES RÉNAUX (?). — A l'intestin se rattachent un certain nombre d'organes, de nature encore énigmatique, et qu'on tend toutefois à considérer comme des reins. Ce sont d'abord des glandes en tubes ramifiés, débouchant dans l'estomac ou le post-estomac, et logées dans l'anse de la courbure intestinale sur laquelle rampent leurs rameaux (fig. 439). Ces derniers se terminent souvent par des ampoules renflées (*Salpa*, *Pyrosoma*, *Ascidia*). Signalées par Savigny, on les a considérées comme des tubes hépatiques, puis comme des glandes digestives déversant dans l'intestin un suc clair de rôle inconnu (Chandelon) (1), puis comme des glandes rénales.

(1) *Bull. Acad. Belgique*, t. XXXIX, 1875.

Le même rôle urinipare est attribué à des cellules qui se disposent en traînées sur les diverses parties de l'intestin, et qui sont bourrées de concrétions (organes réfringents). En tout cas, il n'y a pas de conduit excréteur, et les produits de désassimilation s'y accumuleraient simplement. Le même fonctionnement a été attribué à l'organe décrit par de Lacaze-Duthiers chez la Molgule, dans le voisinage du cœur. C'est un organe creux, absolument clos, et dont les cellules se bourrent de concrétions d'acide urique (Kupffer). Malgré sa nature rénale, il est clair qu'au point de vue morphologique on ne peut, en l'état actuel, le comparer aux traînées cellulaires mentionnées plus haut (1).

Appareil circulatoire. — Le cœur, constamment présent chez les Tuniciers, est un sac musculaire fusiforme, à fibres circulaires, logé dans une délicate membrane péricardique. Sa situation varie beaucoup. Il est presque toujours dans le voisinage de l'estomac.

Lorsque cependant il existe un postabdomen, le cœur y est logé à côté des organes génitaux.

Le fait le plus remarquable, et en même temps le plus constant chez les Tuniciers, est le renversement alternatif du sens du courant sanguin, découvert d'abord par Kuhl et van Hasselt (1822), chez les Salpes. Dans une jeune *Ascidia Virginea*, le cœur fait trente-cinq à quarante contractions pendant une minute et demie à deux minutes, puis, après une pause de sept à huit secondes, il bat en sens inverse pendant le même temps, et ainsi de suite périodiquement.

Le sang renferme toujours des globules, souvent colorés.

L'appareil circulatoire est purement lacunaire; il n'existe pas de vrais vaisseaux avec parois musculaires et endothélium.

Toutefois, à la différence de ce que nous ont montré les Mollusques, les lacunes ont des parois nettes, et sont parfaitement endiguées; aussi ont-elles l'apparence de véritables vaisseaux (Molgule).

Malgré les irrégularités extrêmes que peut présenter le cours du sang, le trajet parcouru est, suivant le sens des battements, branchio-cardio-viscéral ou viscéro-cardio-branchial. Si nous nous supposons dans le premier cas, le sang arrive de la branchie par un large sinus collecteur, qui suit tout le long de l'endostyle et arrive à l'extrémité ventrale du cœur. Il s'échappe de ce viscère par son autre extrémité, et se rend de là aux organes. Il revient ensuite dans la branchie par un gros sinus qui suit la lame

(1) On ne lui a pas décrit jusqu'ici de canal excréteur. Toutefois Giard a constaté à l'intérieur de cet organe des filaments verts appartenant à une algue parasite. Comment cette algue s'introduit-elle dans la cavité ? N'existe-t-il pas un orifice lui permettant l'accès et qui aurait échappé jusqu'ici aux investigations des anatomistes?

dorsale. De là, il se répand dans les divers sinus que nous avons décrits dans la branchie, et, réoxygéné, il se rassemble dans le sinus ventral endostylaire, où nous l'avons pris tout d'abord.

La tunique reçoit également du sang, mais sa position superficielle permet au sang qu'elle renferme de s'artérialiser directement, et elle constitue un domaine circulatoire tout à fait à part; le vaisseau afférent part de l'aorte dans le voisinage du cœur, et le vaisseau efférent arrive directement au cœur. On voit que le sang de la tunique, quel que soit le sens du courant, revient directement à l'organe central sans traverser la branchie.

Système nerveux (fig. 437). — Le système nerveux des Ascidies adultes se réduit à un ganglion placé entre les deux siphons, c'est-à-dire dorsalement, en avant de la branchie. Généralement il ne donne que deux nerfs antérieurs, destinés au siphon buccal et à la paroi de la cavité péribranchiale, et deux nerfs postérieurs, innervant le siphon cloacal. Cependant, d'après van Beneden et Julin, il existerait, dans certaines Ascidies simples, un cordon viscéral ganglionnaire, suivant la ligne médio-dorsale et se terminant dans les lobes du foie. Ce serait un reste du cordon dorsal de la larve.

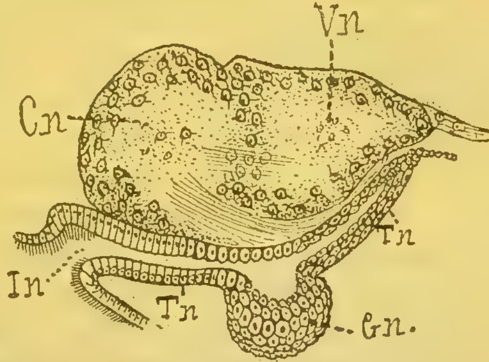


Fig. 437. — Coupe longitudinale des centres nerveux du *Pyrosoma elegans*. — *Cn*, portion antérieure (cérébroïde); *Vn*, portion postérieure (viscérale) du ganglion; *In*, pavillon vibratile; *Tn*, tube neural; *Gn*, glande neurale (Lahille).

En connexion avec le ganglion, se trouve une sorte de pavillon (*In*, *Tn*) en forme de cornet plus ou moins contourné et couvert de cils vibratiles. Ses connexions avec le ganglion l'avaient fait considérer comme un organe olfactif, mais ce rôle serait difficile à expliquer, car il ne reçoit, malgré son voisinage, aucun filet du ganglion nerveux. C'est le conduit excréteur d'une petite glande (*Gn*), que van Beneden considère comme une nouvelle glande rénale.

Au point de vue morphologique, il est à peu près hors de doute que cet ensemble représente la glande pituitaire des Vertébrés (1) :

1° La structure histologique est la même;

2° L'organe est accolé dans les deux cas à la face inférieure du cerveau sans interposition de tissu conjonctif;

(1) Van Beneden et Julin, A. B., t. VI, 1884.

3° Il s'ouvre dans le pharynx des Ascidies, comme chez les Vertébrés embryonnaires.

Les *organes des sens* sont peu développés chez les Ascidies, comme chez tous les animaux dégénérés par la fixation. Outre les tentacules péribranchiaux, que nous avons déjà cités comme les organes du tact, on ne peut guère citer que les petites taches pigmentées placées entre les festons de la couronne péribuccale, et que l'on s'accorde, peut-être un peu trop facilement, à regarder comme des organes visuels. Quelques Tuniciers adultes ont réussi à conserver quelques vestiges des organes des sens larvaires. Nous en trouverons chez les Pyrosomes.

Organes génitaux. — Les Tuniciers sont hermaphrodites, mais il ne semble pas y avoir autofécondation, les produits sexuels n'arrivant pas en même temps à maturité. Ils sont en général protogynes.

Les connexions des glandes varient dans de grandes proportions. Elles sont en général placées dans la région la plus postérieure du corps (fig. 439) (abdomen ou postabdomen); canaux déférents et oviductes débouchent séparément dans la cavité cloacale (fig. 436, *Fs*). Chez les Molgules, les glandes sont paires. De chaque côté, existe un ovaire entouré par une couronne de follicules testiculaires. C'est dans la cavité cloacale que s'effectue la fécondation et parfois les premiers stades du développement. Il se constitue même parfois, aux dépens du manteau, des poches copulatrices (*Colella pedunculata*, *Distaplia*). L'œuf est toujours entouré par une assise de cellules folliculaires, qui développent parfois de longues villosités et forment le *chorion* de l'œuf.

§ 4. — *Formation des colonies.*

Un des faits caractéristiques du groupe des Tuniciers est la propriété qu'ils possèdent de bourgeonner, et de reproduire par gemmiparité de nouveaux individus. Cette propriété semble primordiale et caractérise les formes primitives. Nous avons vu, en effet, que les formes solitaires sont, au rebours de ce qu'on aurait pu penser, plus élevées en organisation, et en particulier au point de vue de la structure du sac branchial, plus compliquées. Au contraire les formes les plus simples sont toutes coloniales. Le bourgeonnement est donc un fait primitif, qui disparait dans l'évolution phylogénétique d'un certain nombre de types.

Constitution générale des bourgeons. — Un bourgeon est constitué toujours par trois espèces d'éléments : 1° un massif dérivé de l'ectoderme du parent; 2° quelques cellules mésodermiques,

souvent sous forme de jeunes œufs, non encore développés; 3° un repli endodermique, parfois formé aux dépens des parois de l'intestin du parent, parfois constitué par des corpuscules sanguins non différenciés. Ces corpuscules, on se le rappelle, dérivent de l'endoderme larvaire.

L'endoderme s'organise en un sac archentérique clos, que deux constrictions divisent bientôt en trois portions : la portion médiane devient le sac branchial, et donne par bourgeonnement le reste du tube digestif; les deux autres donnent la cavité périviscérale. Les trémas se forment ensuite par résorption de la paroi du sac branchial.

Divers modes de bourgeonnement. — Le type le plus simple de bourgeonnement est le bourgeonnement stolonial. Des rameaux, partant de la base de l'oozoïde primitif, rampent sur le sol. Ces stolons donnent à leur tour des bourgeons qui se dressent parallèlement au premier. De la sorte se constitue une colonie; mais chacun des individus n'a avec ses congénères que des rapports de voisinage; ils se disposent côte à côte, sans s'influencer mutuellement. Milne Edwards en avait fait son groupe des *Ascidies Sociales* et Herdmann sa famille des *Clavelinidés;* mais ces Ascidies stolonifères semblent devoir être séparées les unes des autres, les *Clavelina* étant beaucoup plus primitives que les *Perophora* et les *Ecteinascidia* (Lahille).

Les autres modes de bourgeonnement aboutissent à des colonies plus complexes, où les individus affectent des rapports plus étroits. D'après Giard, quatre types peuvent être distingués :

1° Chez les *Botryllides*, se manifeste un mode de bourgeonnement assez analogue au mode stolonial. Des processus de l'ectoderme et du manteau, renfermant des dépendances vasculaires du manteau, émanent de la partie postérieure du corps, et repoussent devant eux la tunique. C'est de ces processus que partent les blastozoïdes;

2° Le plus grand nombre des *Botryllidés* donnent des bourgeons palléaux, se produisant sur les parois latérales du parent (Krohn, Metschnikoff);

3° Chez les *Polyclinidés*, où les organes génitaux occupent le postabdomen, c'est de ce dernier que partent les bourgeons. Ce cas de bourgeonnement ovarien se ramène en définitive au bourgeonnement stolonial. On peut admettre, en effet, que le postabdomen n'est qu'un simple processus vasculaire du corps, et les stolons qui en partent sont absolument comparables aux stolons décrits tout à l'heure chez les Botrylles;

4° Enfin, chez les *Didemnidés*, les bourgeons se forment sur des

processus tubulaires issus de la paroi du corps, dans la région qui sépare le thorax de l'abdomen. C'est le *bourgeonnement pylorique*. Dans les *Diplosomidés* et quelques *Didemnidés* existe une modification bien curieuse de ce dernier mode. Le blastozoïde est formé par deux bourgeons qui naissent l'un des parois thora-

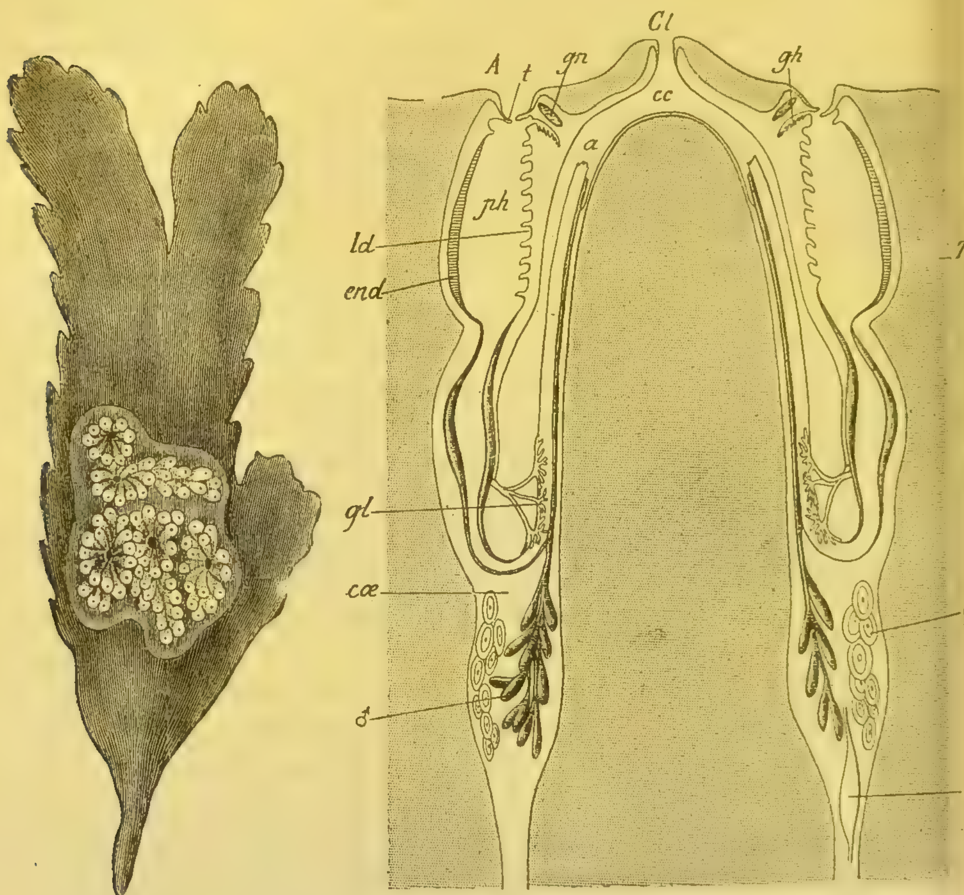


Fig. 438. — Colonie de *Botrylloïdes* sur un thalle de Fucus, montrant des cœnobies circulaires et d'autres irrégulières.

Fig. 439. — Coupe schématique d'une cœnobie de *Polyclinum*, intéressant deux ascidiozoïdes. — *A*, bouche; *cc*, cavité cloacale commune; *Cl*, orifice cloacal commun; *ph*, cavité pharyngienne; *end*, endostyle; *ld*, lame dorsale; *a*, anus; *cœ*, cavité générale; *gl*, glande intestinale (rénale ?) *C*, cœur; *t*, tentacules buccaux; *gn*, ganglion nerveux; *gh*, glande neurale; ♂, testicule avec son spermiducte; ♀, œufs; *Tc*, tunique (Herdmann).

ciques du parent, l'autre d'un diverticule de l'œsophage. Le premier s'organise en un thorax avec sac péribranchial, le second en une masse viscérale, et ce n'est qu'après leur complet développement que ces deux portions se soudent, pour former un ascidiozoïde complet.

Colonies des Ascidies composées. — Dans les colonies d'Ascidies composées, auxquelles on donne le nom de *cormus*, les divers

individus soudent leurs tuniques les unes aux autres en une même masse, où sont inclus les ascidiozoïdes. Dans certains cas, ces divers individus sont épars, ou, s'ils sont régulièrement disposés, ils n'ont entre eux aucune communication, chacun fonctionnant pour son compte particulier et ayant son orifice branchial et son ouverture atriale propres. Mais souvent aussi, plusieurs individus s'associent plus étroitement pour former ce qu'on nomme des *systèmes* ou des *cœnobies;* les orifices branchiaux sont toujours distincts; mais il n'existe qu'une cavité cloacale et qu'un orifice, communs à tout le système (fig. 439). Les systèmes ne sont d'ailleurs pas toujours très nets et faciles à délimiter. Ce n'est que chez les Botryllidés, que la concentration est parfaite. Les ascidiozoïdes se disposent en cercle, leur face dorsale tournée vers le centre, et l'orifice cloacal commun, volumineux, occupant le milieu du système. Dans quelques genres (*Botrylloïdes*) le nombre des individus d'un système est très considérable; la forme des systèmes devient irrégulière, branchue et peut même se décomposer en plusieurs cercles intérieurs à un cercle commun, la cavité cloacale se transformant elle-même en un ensemble de canaux ramifiés, pour mettre chaque ascidiozoïde en rapport avec l'orifice cloacal.

La forme de l'ascidiozoïde n'est d'ailleurs que très peu modifiée par cet état colonial, ce qui montre combien est peu naturelle l'ancienne classification qui séparait les Ascidies simples des Ascidies composées, tandis qu'il existe des groupes très nets contenant à la fois des formes simples et des formes coloniales.

§ 5. — *Tuniciers nageurs.*

Il nous reste à étudier les Tuniciers nageurs, et à voir les modifications que la vie pélagique a pu apporter à leur anatomie.

Ils appartiennent à trois types : le premier, représenté par le seul genre *Pyrosoma*, renferme des Ascidies flottantes plutôt que nageuses. Elles se laissent ballotter au gré des vagues; aussi leur mobilité est-elle très faible, et ce genre de vie, qui n'est en somme pas essentiellement différent de celui des animaux fixés, entraîne peu de modifications dans la structure de l'individu. Les Pyrosomes peuvent donc rentrer dans le groupe des Ascidies ordinaires, où leur mode spécial d'adaptation leur fait toutefois une place à part.

Les deux autres types, *Doliolidés* et *Salpidés*, sont au contraire franchement pélagiques; leur musculature est plus hautement différenciée, et leur plan de structure est notablement modifié. On

les réunit en général dans un même groupe, les THALIACÉS, ce qu'autorisent un grand nombre de faits communs, et une remarquable ressemblance dans les principaux traits du développement gemmipare. Mais il importe d'ajouter que des différences importantes viennent les séparer, et on tend aujourd'hui à en faire deux groupes sans parenté réelle, mais se rapprochant par un phénomène de convergence, due à l'adaptation de deux types, primitivement distincts, à des conditions d'existence identiques.

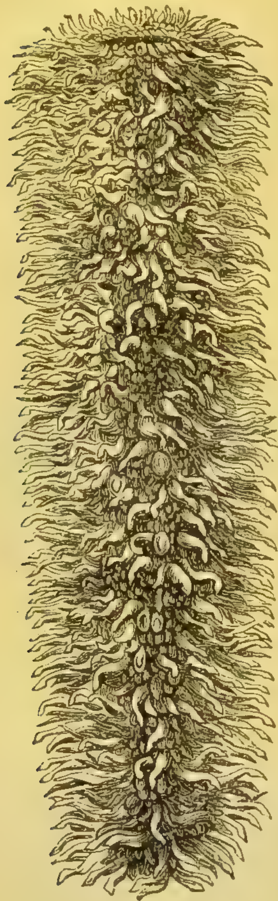


Fig. 440.
Pyrosoma atlanticum.

Nous constatons une fois de plus combien il est difficile d'exprimer une classification naturelle au moyen des tableaux linéaires si généralement employés, et procédant le plus souvent par disposition dichotomique. Les arbres généalogiques, qu'on y a en général substitués, ne résolvent eux-mêmes pas toutes les difficultés, car, si la phylogénie doit être la base essentielle de la classification naturelle, il semble aussi légitime de mettre en lumière les phénomènes de convergence, qui rapprochent secondairement des êtres issus de branches primitivement distinctes et qui ont évolué en vue d'une adaptation semblable.

I. PYROSOMES (1). — Une colonie de Pyrosomes a la forme d'un manchon creux, fermé à une de ses extrémités, ouvert à l'autre. L'orifice terminal est partiellement fermé par un velum annulaire, laissant seulement au centre un petit espace libre (fig. 440).

Les divers individus sont juxtaposés sur une seule couche dans la paroi du manchon, parallèlement les uns aux autres, et ils ont leurs tuniques soudées, comme chez les Ascidies composées, en une masse continue de consistance cartilagineuse.

L'orifice buccal est à l'extérieur, l'orifice cloacal, au contraire, donne dans la cavité du manchon ; c'est donc une cavité cloacale commune, et nous sommes amenés à considérer le Pyrosome comme un système, une cœnobie isolée, comparable aux cœnobies des Ascidies composées proprement dites.

DESCRIPTION DES ASCIDIOZOÏDES CHEZ LES PYROSOMES. — Les ascidiozoïdes ont les mêmes traits généraux que dans les Ascidies

(1) KEFERSTEIN et EHLERS, *Zool. Beiträge*, 1861. — KOWALEVSKY. A. M. A., XI, 1875.

ordinaires. La bouche de chacun d'eux présente sur ses bords une longue papille, ou une épine (*P. spinosum*) faisant saillie à la surface du manchon. Le sac branchial, à l'entrée duquel se trouve une couronne de douze tentacules simples, présente une seule rangée d'orifices, ayant la forme de fentes transversales occupant toute la longueur du sac. De petits sinus anastomotiques les croisent à angle droit allant d'une lame à l'autre.

Suivant Herdmann, chacun de ces orifices, au lieu de correspondre à un tréma, serait produit par la fusion de tous les trémas d'une même rangée transversale, tandis que les sinus longitudinaux représenteraient les travées internes des Phlébobranches. Mais par cette conception, les Pyrosomes seraient rapprochés des *Ascidiidés* et des *Cionidés*, tandis que toute leur organisation les indique au contraire comme voisins des formes primitives d'Ascidies, notamment des *Didemnum*. De plus, rien dans le développement n'autorise l'hypothèse d'Herdmann; les orifices apparaissent comme le font les trémas ordinaires.

Lahille, d'autre part, considère les orifices comme de véritables trémas, mais le sac branchial aurait subi une rotation de 90°, qui aurait par suite donné aux trémas, primitivement longitudinaux, une direction transversale. Les Pyrosomes auraient donc une seule rangée de trémas, et les sinus anastomotiques seraient en réalité des sinus transversaux supplémentaires devenus longitudinaux par suite de la rotation, par conséquent, sans analogie avec les travées des Phlébobranches. Cette nouvelle théorie est mieux en rapport avec les affinités anatomiques des Pyrosomes; malheureusement, l'ontogénie n'en donne pas la démonstration; les trémas apparaissent tout de suite avec leur situation transversale. L'anatomie comparée seule apporte une preuve favorable, en nous montrant la branchie de certains *Doliolum*, munie d'une seule rangée de trémas obliques, et représentant par suite un des stades de la rotation du sac branchial.

L'endostyle et le sillon péripharyngien ont la structure ordinaire; la lame dorsale est formée de languettes tentaculiformes.

Le *ganglion nerveux*, accompagné de la *glande neurale* et de son *pavillon*, occupe sa position habituelle; mais la vie pélagique a entraîné la présence d'organes sensoriels bien plus différenciés que ceux des Ascidies fixées. L'*œil* et l'*otocyste*, présents chez toutes les Larves, ont persisté, le premier sous la forme d'une rétine pigmentée concave, entourant une lentille cristallinienne placée à la partie antérieure du ganglion; l'*otocyste*, au sommet d'un petit pédoncule, attaché aussi directement au ganglion nerveux.

Dans le voisinage, se trouvent deux petits amas de cellules, que Panceri a indiqués comme étant le siège des phénomènes de phosphorescence qui ont valu aux *Pyrosomes* leur nom générique. L'excitation qui produit le phénomène chez un ascidiozoïde, notamment dans une eau trouble ou sous une influence extérieure quelconque, se propage rapidement à tous les individus de la colonie, qui ne tarde pas à être entièrement illuminée.

En arrière du sac branchial, se trouve la *masse viscérale*, qui forme un abdomen, à la vérité peu développé. Elle se compose du cœur, du tube digestif et de ses dépendances (organes urinaires, etc.). L'anus débouche postérieurement dans une cavité cloacale, qui est une dépendance directe de la cavité péripharyngienne située comme toujours autour de la branchie.

L'orifice cloacal est postérieur. Dans la cavité cloacale débouchent aussi les organes reproducteurs : à gauche, le testicule sous forme d'un corps lobé ; l'ovaire, à droite, donnant un seul œuf à la fois.

Origine des éléments reproducteurs. — L'origine des éléments reproducteurs est particulièrement intéressante, et, bien que les études embryogéniques sortent du cadre de ce livre, quelques faits sont nécessaires à rappeler.

L'embryon, qui provient directement de l'œuf, se divise de bonne heure en deux segments : l'un représente un individu qui reste à l'état rudimentaire, et qu'Huxley a appelé le *cyathozoïde* ; l'autre se segmente à son tour en quatre parties qui représentent *les quatre premiers ascidiozoïdes*. Ils se disposent en cercles autour du cyathozoïde, qui renferme tout le vitellus nutritif de l'œuf, et doit le distribuer aux ascidiozoïdes; plus tard, après la régression du cyathozoïde, sa cavité atriale deviendra la cavité cloacale commune.

Les quatre ascidiozoïdes ont chacun un ovaire très développé et bourré de cellules germinatives. Mais cet ovaire va s'éparpiller pour ainsi dire peu à peu, car les quatre individus vont bourgeonner et donner naissance à toute la colonie en leur répartissant les cellules germinatives.

Le bourgeon se forme à l'extrémité postérieure de l'endostyle; lorsqu'un premier blastozoïde s'est formé, un second se montre, pousse devant lui le premier et peu à peu il se forme une *chaîne* dont les individus les plus développés sont les plus éloignés des parents. Chacun des blastozoïdes bourgeonne à son tour et devient le chef de file d'une petite chaîne secondaire.

Lorsqu'un blastozoïde se forme, aussi bien sur les quatre oozoïdes primitifs que sur les autres individus, l'ovaire du parent se divise en deux parties : l'une reste en sa place primitive et constitue l'*ovaire définitif* du parent ; dans cet ovaire, un seul ovule s'accroît et devient l'œuf unique de l'adulte, les ovules voisins étant en partie résorbés par lui. L'autre partie passe dans le bourgeon et constitue l'ovaire du blastozoïde nouveau. Le testicule de ce dernier se constitue au contraire de toutes pièces. Les conclusions de ce singulier processus sont les suivantes : les quatre ascidiozoïdes primitifs sont les seules femelles de la colonie qui transmettent leurs œufs aux individus nés d'elles par blastogénèse. Ces derniers sont seulement des mâles ovigères, fécondateurs et nourriciers, et non pas des animaux hermaphrodites, au sens strict et philosophique de ce mot.

II. Thaliacés. — Les Tuniciers pélagiques sont, d'une manière générale, caractérisés par la disposition des muscles du corps en bandes transversales plus ou moins circulaires, séparées les unes des autres, et par un développement plus grand des organes des sens et du système nerveux. Constamment, l'orifice cloacal est postérieur, opposé à l'orifice buccal.

1° Doliolidés (1). — Les *Doliolidés* (fig. 441) sont ceux qui se rapprochent le plus des Ascidies fixées, et plusieurs auteurs les y rattachent étroitement, à côté des Didemniens. Ils sont reconnaissables aux rubans musculaires exactement circulaires (*Cyclomyaires*) qui existent dans leur manteau, et qui sont, dans l'adulte sexué, au nombre de huit ($m_1 - m_8$). Le corps a la forme d'un barillet portant à ses deux extrémités les larges orifices buccal et cloacal, que peuvent fermer, comme un sphincter, le premier et le huitième rubans musculaires.



Fig. 441. — Schéma de *Doliolum* adulte (gonozoïde). — *B*, orifice buccal; *a*, arc cilié séparant la cavité buccale de la cavité pharyngienne; *V*, endostyle; *t*, trémas; *E*, estomac; *an*, anus; *C*, cavité cloacale; *C*, cœur; *T*, testicule; *O*, ovaire; m_1-m_8, les huit rubans musculaires transversaux; *N*, ganglion nerveux; *g*, glande neurale; *P*, pavillon vibratile terminant son canal excréteur; *lc*, lobes de l'orifice cloacal; *lb*, lobes de l'orifice buccal; *s*, terminaisons sensitives de ces derniers, avec les nerfs qui s'y rendent; *t*, tunique.

La tunique se réduit à une mince couche cuticulaire, attachée intimement au manteau (*t*), et laissant aux muscles un jeu facile.

Le sac branchial a la forme d'un entonnoir notablement asymétrique, et au fond duquel s'ouvre l'œsophage. Les trémas, disposés en deux rangées, une de chaque côté, sont transversaux, ou au moins très obliques par rapport à l'axe longitudinal; il semble, comme l'a indiqué Lahille, qu'il y ait une corrélation avec le déplacement de l'orifice cloacal, qui aurait amené une

(1) Gegenbaur, *Z. W. Z.*, t. VII, 1856. — Keferstein und Ehlers, *Zool. Beitrage*, 1861. — Grobben, *Arb. Wien.*, t. V, 1882. — Ulianin, *Fauna und Fl. des Golfes von Neapel*, t. X, 1884.

rotation de 90° dans les trémas. La cavité péribranchiale est surtout localisée en arrière, mais elle s'étend aussi en avant, de chaque côté, en une large poche, où viennent s'ouvrir les trémas.

Nous ne trouvons comme organes des sens que quelques groupes de cellules épithéliales modifiées placées sur les lobes qui entourent les deux orifices. Dans les *nourrices*, il s'y ajoute un otocyste, placé en avant du ganglion. Le reste de l'organisation rentre dans le type des Ascidies. L'ovaire est un petit sac arrondi; le testicule est au contraire tubulaire, et s'étend parfois

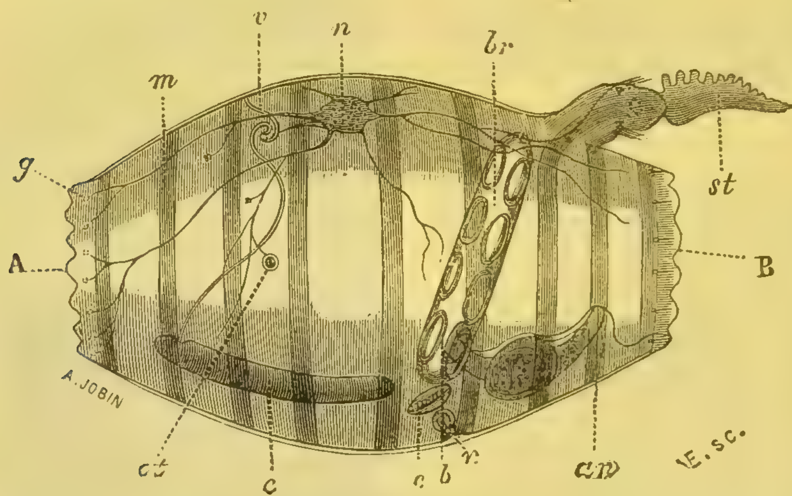


Fig. 442. — *Doliolum*, schéma d'une nourrice, montrant son appendice dorsal, *st*. — A, orifice buccal; B, orifice cloacal; *m*, ruban musculaire; *br*, lamelle branchiale avec ses orifices; *b*, entrée de l'œsophage; *an*, anus; *e*, endostyle; *v*, arc cilié et entonnoir de la glande neurale; *n*, ganglion nerveux; *g*, terminaisons nerveuses; *c*, cœur; *r*, position du stolon qui engendrera les blastozoïdes (Keferstein et Ehlers).

du sixième au premier espace intermusculaire. Les deux organes (*o*, *t*) s'ouvrent ventralement dans la cavité cloacale (1).

Évolution des doliolidés. — L'évolution des *Doliolum* présente des faits très analogues à ceux que nous avons décrits à propos des Pyrosomes.

L'embryon donne une larve urodèle qui se transforme bientôt en une forme asexuée, la *nourrice* (fig. 442), caractérisée par neuf bandes musculaires, une branchie à peu de trémas et un appendice attaché au côté dorsal de l'orifice cloacal et pouvant s'allonger démesurément en arrière (*st*).

Dans le voisinage du cœur, se trouve un appendice ventral, le *stolon* (*r*), à la formation duquel concourent les trois feuillets. A son extrémité, se forment des bourgeons, munis de pseudopodes, qui se détachent au fur et à mesure, rampent sur la nourrice jusqu'à l'appendice dorsal auquel ils se fixent, mais sans se souder à lui. Les premiers bourgeons se fixent sur les côtés de l'appendice, les autres s'attachent aussi sur la ligne médiane. Il se pro-

(1) La description s'applique surtout au *Doliolum*; à côté, se range un genre *Anchinia*, dont la structure anatomique se rapproche du précédent, mais dont la tunique est épaisse et gélatineuse, et dont le système musculaire est fort réduit (Wagner, A. Z. E., 2e série, t. III, 1885).

duit alors entre eux une remarquable division du travail : les bourgeons latéraux sont les individus nourriciers, les *Gastrozoïdes* d'Herdmann ; les bourgeons médians sont les nourrices de second ordre, les *Pflegethiere* d'Uljanin, les *Phorozoïdes* d'Herdmann (fig. 443).

Les *gastrozoïdes* (B) sont attachés à l'appendice dorsal par l'intermédiaire d'une petite tige ; ils servent à la nutrition et à la respiration de la colonie,

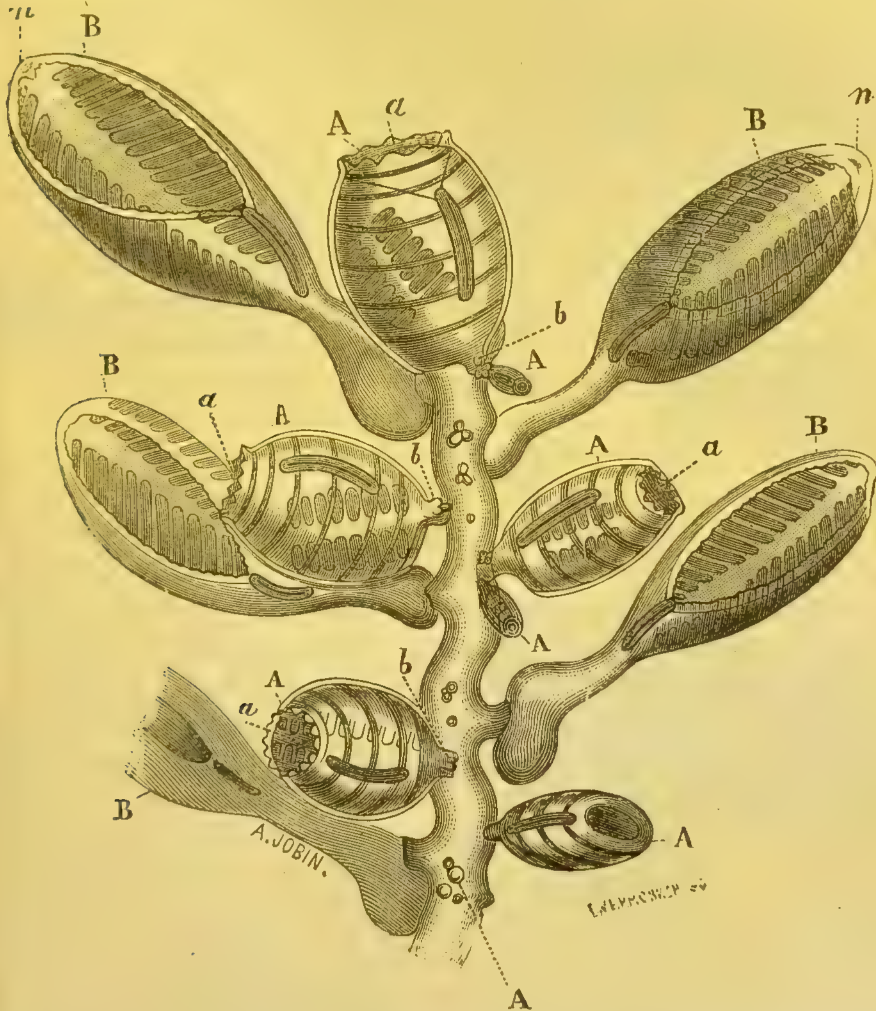


Fig. 443. — Extrémité de l'appendice dorsal d'une nourrice de *Doliolum*, montrant les blastozoïdes qui y sont fixés sur trois rangées. — A, phorozoïdes fixés sur la surface dorsale ; B, gastrozoïdes en forme de cuiller, fixés sur les faces latérales ; *a*, orifice buccal ; *n*, ganglion nerveux ; *b*, stolon ventral des phorozoïdes, sur lequel se voient déjà les bourgeons qui donneront les gonozoïdes (Gegenbaur).

et remplacent la nourrice tombée en dégénérescence. Ils ont une forme de cuiller, avec huit muscles, et ne possèdent pas de cavité cloacale, ni d'orifice cloacal ; ils n'ont pas d'appareil reproducteur ; la branchie est percée de larges fentes qui, suivant Grobben, s'ouvriraient directement à l'extérieur.

Les *phorozoïdes* (A) ont la forme ordinaire, avec les huit muscles transversaux ; ils deviennent libres plus tard, mais gardent les traces du pédoncule qui les unissait à la nourrice. Comme cette dernière, ils possèdent un appen-

dice dorsal, et un stolon ventral qui donne des bourgeons. Mais le stolon est le reste du stolon primitif issu de la nourrice.

Les bourgeons sont donc réellement les fils de cette dernière, et ils sont par suite de la même génération que les phorozoïdes. Nous avons donc ici un processus tout à fait analogue à celui des Pyrosomes, avec cette différence toutefois que les blastozoïdes se séparent du parent avant de s'être complètement développés et ne constituent pas de colonies.

Les bourgeons que nous venons de voir apparaître sur les phorozoïdes s'organisent bientôt en individus adultes, les *gonozoïdes*. Un testicule s'organise, et l'ovaire est formé par le résultat de la différenciation de cellules provenant directement du phorozoïde. Il en résulte que les phorozoïdes sont réellement les *seules femelles* de la colonie; leurs ovaires se dissocient, et les ovules sont répartis entre les gonozoïdes qui doivent à leur tour être considérés comme des mâles ovigères, nourriciers et fécondateurs.

La prétendue alternance de génération se ramène donc, en dernière analyse, à un processus, un peu complexe à la vérité, de reproduction gemmipare.

2° SALPIDÉS (1). — Les Salpes sont également des Tuniciers essentiellement pélagiques. Leur développement présente des phénomènes remarquables, assez analogues à ceux qui se passent dans les cas déjà étudiés. Il existe en effet deux formes successives : une première forme résulte du développement de l'œuf; celle-ci donne par bourgeonnement naissance à un stolon qui se fragmente, de façon à produire une série d'individus, quelque temps accolés en une chaîne continue. Ce sont ces derniers individus qui pondent les œufs. On doit donc distinguer une *forme solitaire* et une *forme agrégée* se succédant l'une à l'autre. Comme ces formes successives présentent des caractères assez différents, on les a souvent décrites comme espèces distinctes. De sorte que chaque espèce porte en réalité deux noms, qu'on peut réunir par un trait d'union. Ex. : *Salpa africana-maxima*, etc. La *tunique* est bien développée, particulièrement dans la forme agrégée. Les muscles sont, comme chez les *Doliolum*, disposés en six ou huit bandes distinctes transversales. Mais elles ne sont pas régulièrement circulaires, elles peuvent être obliques et rapprochées en X sur la ligne dorsale (*Desmomyaires*); elles sont toujours interrompues sur la face ventrale, d'où le nom synonyme d'*Hémimyaires*. Leur nombre et leur arrangement sont constants dans les deux formes d'une même espèce, et constituent le meilleur caractère spécifique.

Les deux *orifices* sont à peu près terminaux, et souvent entourés de deux lèvres, qui présentent l'aspect d'une corolle de Gueule-de-loup.

La modification la plus remarquable porte sur le sac branchial.

(1) SALENSKY, Z. W. Z., t. XXVII et XXX, 1876, 1878. — ID., M. J., t. III, 1877. — BROOKS, Bull. of the Museum of comp. Anat. at Havard College, Cambridge, t. VII, 1676. — ID., A. Z. E., t. X, 1882.

Toute la partie latérale de ce sac a disparu et fait place à deux immenses ouvertures, faisant communiquer entre elles la cavité branchiale et la cavité péri-pharyngienne, qui se confondent en fait en une seule. La seule portion de la branchie qui persiste est la portion avoisinant la lame dorsale. Elle se présente comme un ruban cilié, tendu d'avant en arrière et parcourant obliquement la vaste cavité, en allant du ganglion nerveux à l'orifice œsophagien. C'est ce qu'on nomme communément la *branchie*. Pour avoir la branchie complète, il faut y joindre l'endostyle, qui a persisté sur la ligne médio-ventrale, et deux replis latéraux qui l'accompagnent, et représentent les restes des parois latérales du sac (fig. 433, III).

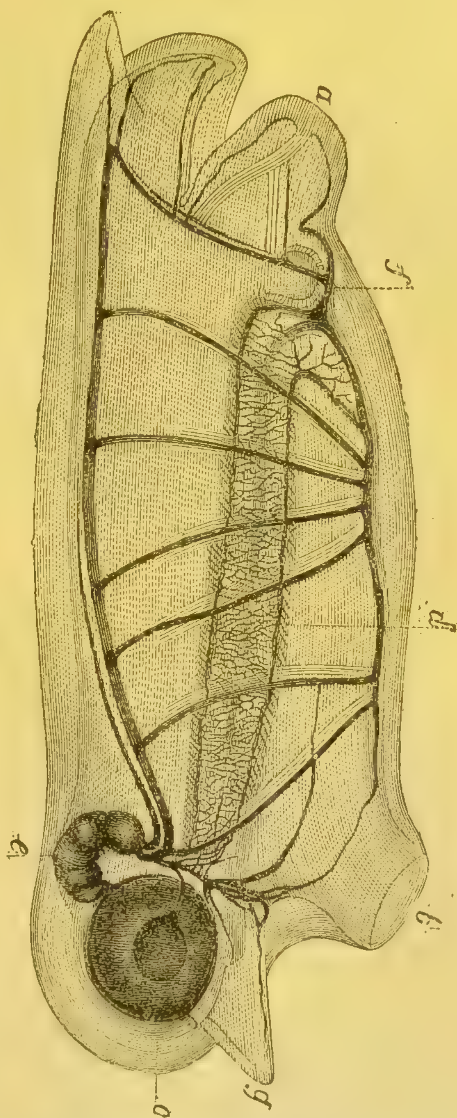


Fig. 444. — *Salpa maxima*, forme solitaire, vue du côté gauche. — *a*, bouche bilobée ; *b*, orifice cloacal ; *c*, nucléus ; *d*, branchie (portion médio-dorsale du sac pharyngien) ; *e*, cœur ; *f*, lacunes sanguines ; *g*, pointe postérieure de la tunique.

Lahille estime que les deux longs orifices des Salpes représentent les deux stigmates primitifs des Ascidies, persistant chez les Appendiculaires, et il en déduit le caractère archaïque de ces Tuniciers, qu'il range dans un groupe spécial, immédiatement après les Appendiculaires. A la vérité, il ne donne de cette allégation aucune démonstration précise, et il semble bien plus rationnel d'admettre une coalescence des trémas branchiaux, coalescence ayant pour effet d'accélérer la marche des courants d'eau dans la cavité.

L'absence de larve urodèle montre une accélération embryogénique peu compatible avec un état archaïque, la concentration des viscères en un nucléus compact est elle-même un caractère de spécialisation qui montre au contraire l'état bien nettement dérivé des Salpes.

Le *nucléus*, placé en arrière de la branchie, dans la région ventrale, est principalement formé par le tube digestif, enroulé sur lui-même en une petite masse compacte. L'anus s'ouvre sur la

surface dorsale de ce nucléus, dans la cavité cloacale. Dans quelques espèces formant le genre *Cyclosalpa*, le tube digestif est moins concentré et ne forme pas de nucléus.

Dans la forme solitaire, le nucléus ne contient pas d'autre organe ; au contraire dans la forme agrégée, qu'on appelle aussi forme sexuée, le tube digestif est mélangé aux lobes du *testicule*, qui vient s'ouvrir par un petit canal dans la cavité cloacale. L'*ovaire* est situé sur le côté droit du corps ; il ne renferme qu'un ovule, ou qu'un très petit nombre d'ovules. L'œuf est mûr bien avant le testicule, si bien que l'autofécondation est impossible, et que l'œuf est fécondé par les zoospermes provenant d'autres chaînes.

Les autres organes ne méritent pas de nous arrêter longtemps. Le *cœur* est sur la face dorsale, en avant du nucléus et lance le sang tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre, à l'intérieur de lacunes bien endiguées, mais sans parois propres, dont la principale suit d'un bout à l'autre la branchie, et s'y résout en un réseau lacunaire très riche.

L'*appareil sensoriel* est relativement riche. Le *ganglion*, volumineux, est en rapport étroit en avant avec un ocelle pigmenté, quelquefois divisé en plusieurs groupes pigmentaires (*S. mucronata*).

Il faut ajouter comme organes des sens un otocyste (?), un tentacule, sans doute tactile, placé en avant de la branchie. La glande neurale, placée ici tout à fait en avant, et longtemps considérée comme fossette olfactive, n'est sans doute pas un organe sensoriel.

Pour étudier les faits biologiques du développement des Salpes, nous devons partir de l'œuf, porté par la Salpe agrégée ; il subit son développement dans une poche incubatrice creusée dans le manteau, qui fait saillie dans la cavité cloacale et laisse sortir l'embryon par déhiscence.

Avant même son éclosion, se développe, dans le voisinage immédiat du cœur, un stolon formé par une involution des parois du corps, contenant des dépendances de tous les principaux systèmes du corps (sac branchial, péricarde, sinus sanguins et sans doute système nerveux). Peu à peu ce stolon se divise en segments, placés en général sur deux rangs, les plus anciennement formés, par suite les plus gros, étant à l'extrémité du stolon. Chacun de ces segments devient une Salpe.

Quand la Salpe mère a atteint tout son développement, les Salpes nées du stolon sont mises en liberté, par groupes qui constituent une chaîne, où les divers individus sont disposés sur deux rangs alternés et sont unis par des processus de la paroi du corps. Chez les *Cyclosalpa*, les chaînes ont la forme d'anneaux formés de 7 à 12 ascidiozoïdes associés.

Bien avant que les Salpes agrégées aient atteint leur développement, dans le stolon même commençant à se segmenter, on peut voir les œufs déposés dans chaque segment.

D'après Brooks, on peut donc admettre que ces œufs appartiennent réellement à la Salpe solitaire, qui est seule femelle. Les Salpes agrégées sont des mâles, et tout se passe dès lors comme nous l'avons déjà exposé chez les Pyrosomes et les Dioliolums.

Ainsi disparaît cette nouvelle application de la théorie des générations alternantes.

Salpes abyssales. — C'est certainement au groupe des Salpes qu'on doit rattacher le singulier type, dont deux exemplaires ont été trouvés par le *Challenger* et décrits par Moseley sous le nom d'*Octacnemus bythius*. Le corps, entouré d'une tunique gélatineuse, a la forme d'un sac aplati, se prolongeant latéralement en huit saillies coniques, et fixé sans doute au sol par un petit pédoncule, placé dans le plan de symétrie bilatérale; l'orifice atrial et l'orifice branchial sont l'un et l'autre sur la face libre, placés tous les deux excentriquement sur une ligne passant entre deux des prolongements. L'orifice buccal conduit dans une cavité pharyngienne assez vaste, mais parfaitement close; limitée en haut et latéralement par le manteau, elle a pour plancher une membrane horizontale où se trouvent l'endostyle, excessivement court, l'orifice œsophagien et, tout près de lui, le ganglion nerveux. Au-dessous de la membrane horizontale est la cavité cloacale, sans communication avec la cavité pharyngienne, et s'ouvrant au dehors par l'orifice cloacal. A son intérieur se trouve plongé le nucléus viscéral, formé du tube digestif, du cœur et des organes génitaux, tout comme chez les Salpes.

Les muscles du manteau forment des rubans qui se localisent en bandes transversales sur les processus coniques.

On peut conclure de ces faits que l'*Octacnemus* est une forme de Salpe émigrée dans les grandes profondeurs, et qui s'y est fixée. Si la disposition générale des viscères a gardé quelque chose de la disposition du type, la perte de la locomotion permet d'expliquer la modification de la forme générale du corps, devenue presque rayonnée, la disposition spéciale des muscles et la transformation subie par le sac branchial, les courants d'eau, qui jouent un rôle si grand dans la locomotion des Salpes, n'ayant plus ici de raison d'être. Mais ce n'est pas toutefois sans étonnement qu'on voit disparaître entièrement les trémas, comme si le courant alimentaire était suffisant à l'activité respiratoire, alors qu'au contraire, dans les Ascidies, également fixées, le système des trémas est si perfectionné et si développé.

Résumé. — L'histoire phylogénétique des Tuniciers est trop simple pour que nous ayons à la résumer longuement. Tous dérivent d'ancêtres nettement *Chordata*, et quelques-uns ont conservé ces caractères ancestraux (*Appendiculaires*). Les autres ont évolué dans deux directions, et ont simultanément perdu leurs caractères primitifs. Certains ont accentué leurs caractères pélagiques, perfectionné leur appareil musculaire, qui a largement suppléé à la locomotion par l'appendice caudal; celui-ci a par suite disparu, pendant que la branchie se modifiait, pour faciliter les courants nécessaires d'une part à la respiration, d'autre part, surtout chez les Salpes, à la locomotion. Rien n'indique, comme l'ont suggéré quelques auteurs, que ces Tuniciers nageurs descendent d'Ascidies fixées.

Ces dernières qui forment le second type ont évolué d'une autre façon et la fixation explique tout naturellement les phénomènes régressifs dont témoigne toute leur organisation.

III. — CÉPHALOCHORDES.

L'*Amphioxus* (1), qui forme à lui seul le groupe des Céphalochordes, est le premier type que nous rencontrions dans notre étude ascendante, qui manifeste une parenté indéniable avec les Vertébrés, à tous les stades de son développement. A vrai dire, au moment de sa découverte, Pallas l'avait décrit comme un

(1) De Quatrefages, A. S. N., 3e série, t. II, 1845. — Langerhans, A. M. A., t. XII, 1876. — Hatschek, Arb. Wien., 1882. — Rohon, Denkschr. Acad. der Wissensch. Wien, 1882. — Lankester, Q. J., t. XXIX, 1888.

Mollusque Gastéropode (!), mais il suffit de l'étudier tant soit peu, pour reconnaître ses véritables affinités. Beaucoup d'auteurs en font même un véritable Vertébré, et vont jusqu'à constituer pour lui une simple sous-classe de la classe des Poissons. Un tel rapprochement nous semble excessif. Les différences avec les Vertébrés proprement dits sont trop considérables, l'infériorité de l'*Amphioxus* trop évidente, pour permettre une incorporation aussi complète dans un groupe homogène comme les

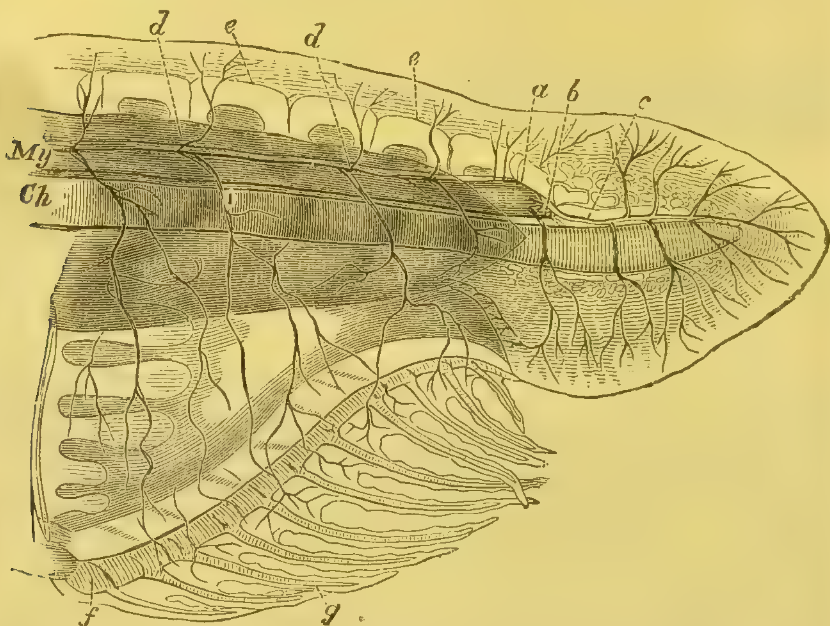


Fig. 445. — Portion antérieure très grossie de l'*Amphioxus : My*, moelle épinière ; *Ch*, corde dorsale ; *a*, extrémité antérieure de la moelle ; *b*, tache oculiforme ; *c*, première paire nerveuse (nerf sensitif) ; *d*, origine des nerfs suivants [dans la région antérieure les nerfs dorsaux (sensitifs) partent au même niveau que les nerfs ventraux (moteurs) ; en arrière ils alternent] ; *e*, rayons de la nageoire dorsale ; *f*, articles basilaires des baguettes de soutien des tentacules buccaux ; *g*, tentacules buccaux. La partie la plus ombrée du dessin représente l'ensemble des myomères séparés par les myocommes (lignes plus sombres). En avant, se voient les espaces lymphatiques. Dans la cavité buccale, se détachent les plages ciliées en forme de languette (HUXLEY).

Vertébrés. Les affinités avec les types que nous avons réunis sous le nom de Protochordes sont bien plus nettes, particulièrement avec le *Balanoglossus*, et, tout en affirmant l'étroitesse des liens qui l'unissent avec les Vertébrés, il est plus légitime de comprendre l'Amphioxus dans le groupe inférieur des *Chordata*.

MORPHOLOGIE EXTÉRIEURE (1). — Le corps de l'*Amphioxus* a la forme d'un fuseau aplati latéralement, pointu à ses deux extrémités. Près de la pointe antérieure, mais un peu en arrière, s'ouvre, sur la face ventrale, la bouche, entourée d'une couronne de tentacules.

Un peu en arrière du milieu du corps, encore sur la face ventrale, est le *pore abdominal* (fig. 446, *d*) par où sort l'eau qui a servi à la respiration. Enfin, non loin de l'extrémité postérieure, est l'anus, un peu rejeté sur le côté (*b*).

Sur la ligne médio-dorsale, et sur la ligne médio-ventrale en arrière du pore abdominal, se trouve une crête, qu'on regarde comme une *nageoire impaire*.

En avant du pore abdominal, de chaque côté de la ligne médio-ventrale, se trouvent aussi deux replis latéraux, mais ils n'ont aucun rôle locomoteur.

TÉGUMENTS. — Les téguments de l'Amphioxus consistent en un épithélium columnaire, à cellules ciliées dans le jeune âge, mais plus tard entièrement nues ; elles comprennent, de distance en distance, des cellules sensorielles; ces cellules reposent sur une membrane basale, transparente, sans noyaux, à laquelle on donne le nom peu justifié de *derme*. Le véritable derme, ou *couche sous-cutanée*, est de consistance gélatineuse, on y trouve de nombreux noyaux, qui se résorbent en grande partie, avec l'âge. Il est creusé d'une multitude de petits canaux anastomosés, tapissés d'endothélium dont la nature et le rôle ne sont pas connus. Ils sont en connexion avec deux canaux volumineux, logés dans les replis latéraux ventraux.

MUSCLES. — Immédiatement au-dessous des téguments se trouvent les muscles. Les plus importants sont les muscles latéraux, disposés sur chacune des faces latérales du corps de l'animal. Chacune des bandes est divisée en une série de petites masses semblables, placées les unes derrière les autres, et appelées *myomères*. Leur nombre, de chaque côté, est de 62. Elles ont la forme d'un V, dont le sommet est dirigé en avant, et sont séparées les unes des autres par des lames conjonctives, appelées *myocommes*. Dans ces muscles, les fibres sont dirigées horizontalement, parallèlement à l'axe du corps. Entre les replis latéraux, se trouvent encore deux *muscles ventraux*, disposés en deux bandes, s'étendant de la bouche au pore abdominal. Formés de fibres transversales, ils déterminent par leurs contractions rythmiques le courant d'eau respiratoire.

SQUELETTE. — La portion essentielle du squelette est la *corde dorsale* ou *notochorde*, qui s'étend d'une extrémité à l'autre du corps. Elle est dans le plan de symétrie, presque à égale distance des bords dorsal et ventral, mais plus près cependant du premier. Sa consistance est celle de la gelée. Elle est en effet, formée d'une série de disques gélatineux empilés et réunis par des ponts allant de l'un à l'autre.

Sur les lignes médianes dorsale et ventrale de la corde, les disques sont interrompus, et l'espace continu ainsi formé est occupé par un tissu réticulé, le *tissu de Müller*, parsemé de nombreux noyaux. Les deux traînées de tissu sont mises en relation par les espaces laissés entre les disques.

Le tissu notochordal apparaît comme un tissu dégénéré. Il importe de noter qu'il tire son origine d'une involution longitudinale de la paroi dorsale de l'intestin primitif.

La corde est complètement entourée par une gaine conjonctive très résistante, d'origine mésodermique. On lui donne quelquefois le nom de *couche squelettogène :* c'est à son intérieur en effet que se constituent, chez les Vertébrés, les premiers linéaments du squelette définitif (colonne vertébrale).

La gaine donne naissance, dans toute sa longueur, à une série de prolongements destinés à servir de soutien à différents organes. Ce sont d'abord les *prolongements supérieurs*, qui naissent des bords latéraux de la corde, et se dirigent vers le haut, pour former, en se réunissant, un tube continu où se loge la moelle épinière. Ce tube est bien nettement homologue à l'ensemble des arcs neuraux des Vertébrés. De même que ceux-ci se terminent par des apophyses épineuses, de même l'étui médullaire porte sur la ligne dorsale une crête continue, qui se dirige vers les téguments, et porte sur son bord terminal une série de renflements, visibles de l'extérieur et connus sous le nom de *rayons de la nageoire dorsale.*

Au côté ventral, une formation analogue se développe, mais seulement à la partie postérieure du corps. Deux crêtes naissent de la corde et descendent ventralement, de part et d'autre de l'aorte dorsale.

En arrière de l'anus, ces crêtes se rejoignent et forment une gaine continue autour du vaisseau. C'est l'homologue de la somme des arcs hæmaux. Cette gaine donne aussi insertion à l'appareil de soutien de la nageoire ventrale.

Enfin les *myocommes*, qui séparent les uns des autres les myomères latéraux, sont encore des dépendances de la gaine chordale, et peuvent être homologués aux côtes.

Appareil digestif. — L'appareil digestif est l'un des appareils les plus remarquables de l'organisation de l'*Amphioxus*. C'est notamment celui qui montre le plus nettement ses affinités avec les autres Protochordes. Il s'étend en ligne droite au-dessous de la notochorde, et se divise nettement en deux parties : une *portion pharyngienne*, large et faisant suite à la bouche, spécialement affectée à la respiration ; une *portion intestinale*, étroite et aboutissant à l'anus.

La bouche est une fente béante sur la face ventrale ; elle est entourée par une couronne tentaculaire, ayant la forme d'un fer à cheval, ouvert en avant. Les tentacules sont soutenus par des baguettes ayant la même structure que la corde dorsale, dont les bases s'articulent de façon à former un demi-cercle continu, sur les parois mêmes de l'orifice buccal (fig. 444, *f*). La cavité buccale a la forme d'un entonnoir. Sur ses parois se différencient des cellules longuement ciliées, dont l'ensemble forme sur le plafond buccal une série de languettes, activant sans doute le courant d'entrée de l'eau. La bouche est séparée du pharynx par un sphincter musculaire. La *cavité pharyngienne* est tout à fait comparable au sac branchial d'une Ascidie. C'est une sorte d'entonnoir, au fond duquel s'ouvre l'œsophage. Elle est limitée par une membrane mince, percée d'orifices par où l'eau contenue dans la cavité pharyngienne passe dans une autre poche périphérique, la

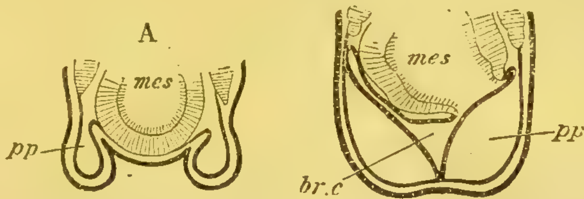


Fig. 445. — Formation de la cavité péripharyngienne de l'*Amphioxus* : *mes*, cavité pharyngienne ciliée ; deux replis, *pp*, descendent sur les côtés vers la face ventrale, et s'accolent l'un à l'autre, laissant entre eux et la paroi primitive une cavité, *br. c*, qui est la cavité péripharyngienne.

poche péripharyngienne. Cette poche est en rapport avec l'extérieur par le pore abdominal. C'est ce pore qui donne issue à l'eau qui a traversé la branchie. Pour compléter la ressemblance avec la branchie des Ascidies, il existe ventralement, sur la ligne médiane, un *sillon hypobranchial*, homologue à l'endostyle, et formé comme lui par des cellules ciliées, alternant avec des groupes de cellules glandulaires. Les fentes branchiales sont extrêmement nombreuses. Elles sont inclinées, et séparées les unes des autres par des lamelles alternativement complètes et incomplètes ; elles ont donc la forme d'U, comme chez le *Balanoglossus*, et les lamelles sont soutenues par des baguettes cartilagineuses, dont la ressemblance avec celles du *Balanoglossus* est frappante.

En même temps que l'eau servant à la respiration, pénètre dans le sac pharyngien une assez grande abondance de particules alimentaires ; elles suivent particulièrement une gouttière placée sur la ligne médio-dorsale du sac, le *sillon épibranchial*, dont les cellules vibratiles puissantes les conduisent à l'entrée du

tube intestinal. Celui-ci s'étend en ligne droite jusqu'à l'anus. Il est uniformément cilié. Au niveau de son origine, il donne naissance à un cæcum, qui se dirige en avant, en passant entre la paroi du corps et le sac branchial, généralement sur le côté droit. Ses parois très épaisses ne montrent pas de différenciation glandulaire spéciale qui puisse justifier le nom de *cæcum hépatique* qu'il porte généralement. Son rôle n'est pas connu.

Appareil circulatoire. — Il n'existe pas chez l'*Amphioxus* d'organe central de la circulation, mais les vaisseaux sont, en certains endroits, doués de parois contractiles, comme chez les Annélides. Tout le long du sillon hypobranchial, court un gros vaisseau médian, qui donne latéralement des branches aux arcs branchiaux. Le sang y circule d'arrière en avant, puis monte dans les vaisseaux branchiaux, qui présentent tous à leur naissance des renflements contractiles, les *bulbilles*. Tous aboutissent dans l'*aorte dorsale*, double dans la région branchiale, simple en arrière. Elle reçoit en outre, à la partie antérieure, un vaisseau directement issu du vaisseau hypobranchial. Cette anastomose est avortée au côté gauche. Le sang circule dans l'aorte d'avant en arrière; des vaisseaux le répandent ensuite sur les parois intestinales. Il se rassemble ensuite dans une veine sous-intestinale, la *veine porte*, qui se ramifie sur le cæcum hépatique. Enfin le sang du cæcum revient dans le vaisseau hypobranchial, mais en suivant un chemin qui n'est pas encore nettement défini.

Ce système circulatoire est facile à homologuer à celui des Poissons, quoique étant infiniment plus simple. Le vaisseau sous-branchial, le long duquel se trouvent cantonnés spécialement les éléments contractiles, les bulbilles, correspond nettement au cœur, le système aortique est le même dans les deux groupes. Mais le sang est incolore, et ne renferme que quelques globules blancs. Par là, l'Amphioxus se distingue de tous les Vertébrés. Un caractère d'infériorité très net est encore à signaler ; c'est la communication de ce système vasculaire avec la cavité cœlomique qui surmonte le pharynx et entoure l'intestin (Schneider). Lankester croit de même que l'aorte gauche communique avec la cavité d'un des myomères antérieurs. Ces masses musculaires sont en effet primitivement creuses, mais elles ne restent telles que dans la partie antérieure. On est encore incertain sur le fait de la communication du système vasculaire avec des plexus lymphatiques capillariformes qui s'observent dans la région céphalique (fig. 444).

Appareil excréteur. — Les *reins* semblent représentés par deux canaux, que Lankester a décrits dans la paroi de la cavité

péribranchiale, s'ouvrant dans cette cavité, et qui lui ont semblé présenter aussi un orifice dans le cœlome. Il est important de noter ici l'homologie profonde qu'ils posséderaient alors avec les pores du collier du *Balanoglossus*, qui s'ouvrent aussi à la face interne de l'opercule.

On distingue encore sur la paroi buccale gauche une traînée d'aspect glandulaire; elle présente une lumière interne, qui est en rapport avec les espaces lymphatiques. La signification morphologique de cet organe est douteuse. Peut-être est-ce le rudiment d'un rein céphalique, dont Hatschek a démontré l'existence chez la larve. Il représente sans doute le pore proboscidien du *Balanoglossus*. Il semble difficile de l'assimiler, comme on l'a fait, à la glande neurale des Ascidies, et à l'hypophyse des Verté-

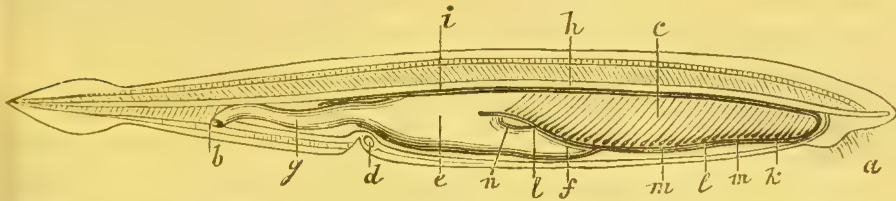


Fig. 446. — *Amphioxus lanceolatus*, vu du côté droit : *a*, bouche avec ses tentacules; *b*, anus; *c*, cavité pharyngienne; *d*, pore abdominal; *e*, intestin; *f*, cæcum; *g*, rectum; *h*, corde dorsale; *i*, aorte dorsale; *k*, arc aortique; *l*, vaisseau hypo-pharyngien; *m*, renflements contractiles des vaisseaux branchiaux; *n*, veine du cæcum. Les lignes obliques représentent les myomères en > ; les traits verticaux qui les surmontent sont les rayons de la nageoire dorsale. En arrière du pore abdominal, se voient aussi les rayons de la nageoire ventrale (DE QUATREFAGES).

brés, dont les rapports avec le système nerveux sont si constants et si remarquables.

SYSTÈME NERVEUX. — Le système nerveux central est localisé tout entier en un cordon continu, s'étendant au-dessus de la corde, d'un bout à l'autre du corps. Il est logé dans un tube squelettique, dépendant de la gaine de la notochorde. L'origine et la structure de ce cordon l'homologuent d'une façon absolue avec la moelle épinière des Vertébrés. Comme cette dernière, il est formé par une invagination longitudinale ectodermique, qui, par l'affrontement des lèvres, forme un tube complet. Le cordon nerveux est donc en réalité un canal ; mais la paroi supérieure se résorbe partiellement, et une section transversale de la moelle a une forme de fer à cheval, dont les deux branches sont séparées par une longue fente, ouverte au côté dorsal. Les parois de cette fente sont formées de cellules nerveuses, envoyant d'un bord à l'autre des prolongements transversaux, qui oblitèrent partiellement la lumière de la fente. Ces prolongements n'existent

pas dans le fond de la fente, qui apparaît alors comme un orifice libre. La partie supérieure correspond au sillon postérieur des Vertébrés.

La moelle se termine en arrière par un petit bouton. En avant, elle se dilate légèrement et forme le *cerveau*. Le canal est lui-même agrandi en une vésicule ouverte (?) à sa partie supérieure, de sorte que le cerveau a réellement la forme d'une cuiller.

On considère généralement comme un ocelle une petite tache pigmentaire, placée immédiatement à la partie antérieure de la moelle, *sans aucune espèce de différenciation*, le pigment étant simplement mélangé à la substance nerveuse (fig. 444, *b*).

Au-dessus de l'œil, se voit une profonde invagination des téguments, formant une petite fossette, dont le fond, presque au contact du cerveau, est relié à celui-ci par un nerf. Il semble légitime de la regarder comme ayant une fonction analogue à l'olfaction.

La moelle donne naissance à des *nerfs sensitifs*, naissant sur le côté dorsal, et à des *nerfs moteurs*, naissant à la face ventrale. La disposition de leur racine est compliquée. Les nerfs sensitifs ne naissent pas par paires ; ils alternent d'un myomère à l'autre ; les nerfs moteurs alternent également entre eux ; ils alternent aussi avec les nerfs sensitifs. Une coupe transversale montre par suite les racines d'un nerf moteur et d'un nerf sensitif; mais si, dans un myomère, on voit partir en haut et à droite un nerf sensitif, en bas et à gauche un nerf moteur, le myomère suivant montrera le nerf sensitif en haut et à gauche, le nerf moteur en bas et à droite.

L'alternance disparaît dans la portion antérieure, où les deux sortes de nerfs naissent à peu près au même niveau (fig. 444, *d*).

Les nerfs moteurs se distribuent aux fibres musculaires ; les rameaux des nerfs sensitifs vont se perdre dans les téguments, où ils aboutissent à des cellules neuro-épithéliales, terminées par une soie tactile.

Organes génitaux. — L'*Amphioxus* est dioïque, mais il n'y a aucune différence entre les deux sexes, ni au point de vue de la morphologie générale, ni au point de vue de la structure des organes génitaux. Les éléments sexuels constituent des masses cubiques, disposées les unes derrière les autres en une série longitudinale, de chaque côté de la ligne médio-ventrale, dans la région pharyngienne. Les cellules, d'abord indifférentes, qui composent ces massifs, se développent soit en ovules, soit en spermatozoïdes; ils s'échappent, par déhiscence de la paroi interne, dans la cavité péri-branchiale, d'où ils sortent par le pore abdominal.

CHAPITRE XIII

VERTÉBRÉS. — GÉNÉRALITÉS

CLASSE I. POISSONS.

SOUS-CLASSE I. — CYCLOSTOMES.

I. O. Pétromyzontidés. — Ex. : *Petromyzon.*

II. O. Myxinidés. — *Bdellostoma, Myxine.*

SOUS-CLASSE II. — SÉLACIENS (= CHONDROPTÉRYGIENS).

I. O. Holocéphales. — *Chimæra, Callorhynchus.*

II. O. Plagiostomes.

1. S.-O. Pleurotrèmes. — Ex. : *Carcharias, Galeus, Zygæna, Mustelus, Lamna, Scyllium, Cestracion, Hexanchus, Heptanchus, Acanthias, Squatina.*

2. S.-O. Hypotrèmes. — Ex. : *Pristis, Torpedo, Raja; — Myliobatis.*

SOUS-CLASSE III. — GANOÏDES.

I. O. Crossoptérygiens. — Ex. : *Polypterus.*

II. O. Chondroganoïdes. — Ex. : *Spatularia; Acipenser.*

III. O. Euganoïdes. — *Lepidosteus, Amia.*

SOUS-CLASSE IV. — DIPNEUSTES. — *Lepidosiren, Protopterus, Ceratodus.*

SOUS-CLASSE V. — TÉLÉOSTÉENS.

I. O. Physostomes.

1. S.-O. Abdominaux. — Ex. : *Clupea, Salmo, Stomias, Chauliodus, Esox, Exocœtus, Cobitis, Abramis, Rhodeus, Tinca, Leuciscus, Barbus, Gobio, Cyprinus, Doras, Silurus.*

2. S.-O. Apodes. — Ex. : *Gymnotus, Amphipnous, Symbranchus, Muræna, Anguilla, Conger.*

II. O. Anacanthiniens. — Ex. : *Gadus, Lota, Ammodytes;* — Pleuronectes : *Rhombus, Solea, Pleuronectes,* etc.

III. O. Acanthoptérygiens. — Ex. : *Perca, Chætodon, Mullus, Scorpæna, Sciæna, Xiphias, Scomber, Thynnus, Echeneis, Trachinus, Lophius, Cottus, Trigla, Dactylopterus, Gobius, Periophthalmus, Blennius, Gastrosteus, Anabas.* — Pharyngognathes : *Labrus, Scarus, Chromis,* etc.

IV. O. Plectognathes. — Ex. : *Balistes, Ostracion; Diodon, Triodon, Tetrodon, Orthagoriscus.*

V. O. Lophobranches. — Ex. : *Syngnathus, Phyllopteryx, Hippocampus.*

CLASSE II. — BATRACIENS.

I. O. Gymnophiones. — Ex. : *Cœcilia, Siphonops, Epicrium.*

II. O. Urodèles.

1. S.-O. ***Pérennibranches.*** — *Proteus, Siren;* — *Cryptobranchus, Menopoma, Amphiuma.*

2. S.-O. ***Salamandrines.*** — *Amblystoma, Triton, Salamandra.*

III. O. Anoures.

1. S.-O. ***Phanéroglosses.*** — Ex. : *Rana, Pelodytes, Alytes, Pelobates, Bombinator, Bufo ; Hyla.*

2. S.-O. ***Aglosses.*** — *Dactylethra, Pipa.*

CLASSE III. — REPTILES.

I. O. Rhynchocéphales. — *Hatteria.*

II. O. Plagiotrèmes (= Lépidosauriens).

1. S.-O. ***Sauriens.*** — Fissilingues : *Varanus, Lacerta,* etc. — Brévilingues : *Scincus, Seps, Anguis,* etc. — Crassilingues : *Draco, Chlamydosaurus, Agama, Iguana, Platydactylus, Ascalabotes,* etc. — Vermilingues : *Chamæleo.* — Annulés : *Amphisbæna.*

2. S.-O. ***Ophidiens.*** — Ex. : *Typhlops; Stenostoma;* — Aglyphodondes : *Tropidonotus, Psammophis; Boa, Python;* — Protéroglyphes : *Elaps, Naja, Hydrophis;* — Solénoglyphes : *Crotalus, Trigonocephalus, Cerastes, Vipera, Pelias.*

III. O. Crocodiliens. — *Crocodilus, Alligator, Gavialis.*

IV. O. Chéloniens.

1. S.-O. ***Athèques.*** — *Sphargis.*

2. S.-O. ***Tryonychiens.*** — *Tryonyx, Cycloderma, Emyda.*

3. S.-O. ***Cryptodires.*** — *Chelydra, Emys, Chersis, Testudo.*

4. S.-O. ***Pleurodires.*** — *Pelomedusa,* etc.

CLASSE IV. — OISEAUX.

SOUS-CLASSE I. — CARINATES.

I. O. Perroquets (Psittacomorphes). — Ex. : *Trichoglossus, Chrysotis, Psittacus, Platycercus, Conurus, Sittace, Cacatua.*

II. O. Coccygomorphes. — Ex. : *Rhamphastus, Cuculus, Buceros, Alcedo, Coracias, Upupa.*

III. O. Pics. — Ex. : *Jynx, Picus.*

IV. O. Cypselomorphes. — Ex. : *Cypselus, Caprimulgus, Trochilus.*

V. O. Passereaux.

1. S.-O. ***Clamatores.*** — Ex. : *Menura.*

2. S.-O. ***Conirostres.*** — Ex. : *Loxia, Emberiza, Pyrrhula, Serinus, Coccothraustes, Fringilla, Passer, Alauda.*

3. S.-O. ***Ténuirostres.*** — Ex. : *Certhia, Sitta.*

4. S.-O. ***Fissirostres.*** — Ex. : *Hirundo.*

5. ***S.-O. Dentirostres.*** — Ex. : *Motacilla, Regulus, Sylvia, Troglodytes, Turdus, Muscicapa, Lanius, Oriolus, Parus, Sturnus, Paradisea, Corvus, Garrulus, Pica.*

VI. O. Rapaces.

1. ***S.-O. Aëtomorphes (Diurnes).*** — Ex. : *Falco, Tinnunculus, Aquila, Buteo, Milvus, Nisus, Gypaëtus, Vultur, Gypogeranus.*

2. ***S.-O. Strigomorphes (Nocturnes).*** — Ex. : *Strix, Syrnium, Otus, Bubo.*

VII. O. Gallinacés. — Ex. : *Gallus, Pavo, Phasianus, Numida, Argus, Talegalla, Meleagris, Perdix, Coturnix, Tetrao, Lagopus.*

VIII. O. Colombins. — Ex. : *Columba, Turtur,* [*Didus*],

IX. O. Échassiers.

1. ***S.-O. Ciconiidés.*** — Ex. : *Ardea, Balæniceps, Ciconia, Ibis, Platalea.*

2. ***S.-O. Gruidés.*** — Ex. : *Scolopax, Gallinago, Machetes, Numenius, Vanellus, Pluvianus, Otis, Rallus, Crex, Gallinula, Fulica, Grus.*

X. O. Longipennes. — Ex. : *Diomedea, Procellaria, Larus, Sterna.*

XI. O. Steganopodes. — Ex. : *Phalacrocorax, Sula, Pelecanus.*

XII. O. Lamellirostres. — Ex. : *Cygnus, Anser, Anas, Fuligula, Mergus*; — *Phœnicopterus.*

XIII. O. Impennes. — Ex. : *Colymbus, Podiceps, Alca, Mormon, Uria, Spheniscus, Aptenodytes.*

SOUS-CLASSE II. — RATITES.

I. O. Autruches.

1. ***S.-O. Struthionidés.*** — *Struthio.*

2. ***S.-O. Rhéidés.*** — *Rhea.*

II. O. Casuaridés. — *Casuarius, Dromæus.*

III. O. Aptérygidés. — *Apteryx.*

CLASSE V. — MAMMIFÈRES.

SOUS-CLASSE I. — PROTOTHÉRIENS.

Ordre unique. Monotrèmes. — *Ornithorhynchus, Echidna.*

SOUS-CLASSE II. — EUTHÉRIENS.

DIVISION I. APLACENTAIRES.

Ordre unique. Marsupiaux.

1. ***S.-O. Carnivores.*** — Ex. : *Perameles, Didelphys, Myrmecobius, Dasyurus, Thylacinus.*

2. ***S.-O. Frugivores.*** — Ex. : *Phascolomys, Macropus, Hypsiprymnus, Phascolarctus, Phalangista, Petaurus.*

DIVISION II. PLACENTAIRES.

I. O. Insectivores. — Ex. : *Sorex, Erinaceus, Talpa.*

II. O. Chéiroptères.

1. ***S.-O. Insectivores.*** — Ex. : *Vespertilio, Vesperugo, Plecotus, Rhinolophus, Megaderma, Phyllostoma, Vampyrus.*

2. ***S.-O. Frugivores.*** — Ex. : *Pteropus.*

III. O. Carnivores. — Ex. : *Viverra, Mustela, Putorius, Meles, Lutra, Canis, Hyæna, Felis, Ursus.*

IV. O. Pinnipèdes. — Ex. : *Otaria, Phoca, Trichechus.*

V. O. Cétacés.

1. ***S.-O. Denticètes.*** — Ex. : *Delphinus, Orca, Phocæna, Monodon, Hyperoodon, Catodon.*

2. ***S.-O. Mysticètes.*** — Ex. : *Balæna, Balænoptera.*

VI. O. Rongeurs. — Ex. : *Sciurus, Pteromys, Myoxus, Castor, Dipus, Mus, Arvicola, Hystrix, Cavia, Cœlogenys; Lagomys, Lepus.*

VII. O. Hyracoïdes. — *Hyrax.*

VIII. O. Proboscidiens. — *Elephas.*

IX. O. Perissodactyles. — *Tapirus, Rhinoceros, Equus.*

X. O. Artiodactyles.

1. ***S.-O. Suidés.*** — Ex. : *Sus, Porcus, Phacochœrus, Dicotyles, Hippopotamus.*

2. ***S.-O. Ruminants.*** — Ex. : *Bos, Ovis, Capra, Rupicapra, Antilope, Cervus, Alces, Dama, Rangifer, Camelopardalis, Moschus, Tragulus, Hyæmoschus; — Camelus.*

XI. O. Sirénides. — *Manatus, Halichore, Rhytina.*

XII. O. Édentés. — Ex. : *Myrmecophagus, Orycteropus, Manis, Dasypus; Bradypus.*

XIII. O. Lémuriens. — Ex. : *Lemur, Chirogaleus, Microcebus, Nycticebus, Tarsius, Chiromys, Galeopithecus.*

XIV. O. Primates.

1. ***S.-O. Plathyrrhiniens.*** — Ex. : *Mycetes, Ateles, Cebus.*

2. ***S.-O. Arctopithéciens.*** — Ex. : *Hapale.*

3. ***S.-O. Catarrhiniens.*** — Ex. *Cynocephalus, Inuus, Cercopithecus, Semnopithecus, Nasalis,* etc. — Anthropomorphes : *Hylobates, Pithecus, Gorilla, Simia.*

Les faits anatomiques qui caractérisent d'une manière générale les Vertébrés sont assez connus de la plupart des lecteurs, pour que nous puissions nous contenter de les énumérer rapidement.

1° Le système nerveux central, dont la disposition a été invoquée par Cuvier comme le caractère dominateur prépondérant, se compose d'une longue tige cylindrique, la *moelle épinière,* placée sur la ligne médiane, dans la région dorsale; elle

est en continuité avec un massif nerveux antérieur, le *cerveau*.

Toutes ces parties sont *dorsales* par rapport au tube digestif, il ne se forme jamais de commissures nerveuses entourant le canal alimentaire. Ce caractère de position n'est pas aussi exclusif que l'avait cru Cuvier, car nous avons vu, chez plusieurs Plathelminthes notamment, tout le système nerveux central localisé dans la région dorsale. Mais si l'on prend à la fois en considération la constitution et la position du système nerveux, cet ensemble forme un caractère très net et très typique.

2° L'appareil de soutien est un *squelette interne*, très généralement formé de pièces distinctes (os ou cartilages) articulées entre elles. La portion axiale primitive est une *corde dorsale*, existant chez les types inférieurs et chez tous les embryons, au-dessous de l'axe nerveux, sur toute la longueur du corps. Une gaine l'entoure, et renferme en même temps la moelle épinière. C'est aux dépens de cette gaine que se forme (sauf chez les Cyclostomes) le squelette axial définitif, la *colonne vertébrale*. Celle-ci est formée de vertèbres successives, dont le corps est placé au-dessous de la moelle ; chacune d'elles donne dorsalement deux apophyses qui se rejoignent, pour former un anneau où passe la moelle épinière. Cet axe se continue en avant par le *crâne*, qui protège le cerveau, la bouche et les organes des sens.

Il est en relation latéralement avec le squelette de soutien des *membres*, au nombre de deux paires. Ce nombre est absolument fondamental : il n'est jamais dépassé, et généralement, lorsqu'il se réduit, l'embryogénie ou l'anatomie comparée nous montre que cette réduction est due à un phénomène régressif portant sur une paire, ou sur les deux à la fois.

Chez les Vertébrés inférieurs, se rencontrent aussi des *membres impairs*, situés dans le plan de symétrie, qui disparaissent chez les Batraciens adultes et ne sont plus représentés chez les Vertébrés aériens, à aucune période du développement.

3° Le *tube digestif* est ouvert à ses deux extrémités. La partie antérieure est toujours adaptée à la fonction respiratoire. Chez les Poissons, les larves des Batraciens et chez les embryons de tous les Vertébrés — comme chez les Protochordes —, des fentes percées dans les parois latérales du corps, mettent le canal digestif en communication avec l'extérieur. Ce sont les *fentes branchiales*. Tandis que l'eau passe à travers, le sang s'hématose en circulant dans les travées qui les séparent et que soutiennent des arcs solides ; l'ensemble de ces arcs forme le *squelette branchial* ou *viscéral*.

Chez les Vertébrés aériens, ce système respiratoire est rem-

placé par un double diverticule de la portion antérieure du tube digestif, qui devient l'*appareil pulmonaire.*

4° Le sang est *rouge*, grâce à la présence de *corpuscules colorés par l'hémoglobine.* Le cœur est en avant, près de la face ventrale; le sang, destiné aux divers organes, part d'une aorte dorsale, placée au-dessous de la colonne vertébrale, et naissant du cœur soit directement (Vertébrés supérieurs), soit par une ou plusieurs paires d'arcs aortiques. L'*appareil circulatoire est absolument clos.*

5° Les organes présentent tous une *symétrie bilatérale* parfaite, au moins quand ils font leur apparition. Plus tard, ils peuvent perdre cette symétrie, par suite du développement des organes voisins. Mais la symétrie externe est, sauf de rares exceptions, rigoureusement conservée.

6° Un point sur lequel il convient d'insister ici, bien qu'il doive nous occuper un peu plus tard, d'une façon plus approfondie, est la *métamérisation* que présentent la plupart des organes; le corps montre une tendance très nette à se diviser en *somites*, en *métamères* disposés en série linéaire. A la vérité, cette métamérisation n'apparaît pas dès les premiers stades de la vie embryonnaire. La notochorde est continue, et il en est de même toute la vie pour la moelle épinière, l'appareil digestif, et l'appareil circulatoire central. Mais elle se montre de bonne heure dans le développement, par la formation des *myocommes* primitifs, ces disques qui séparent les masses musculaires, et que l'on avait appelés improprement les *protovertèbres.* Elle se manifeste plus tard, et persiste à l'état adulte, pour les vertèbres et leurs dépendances (arcs, côtes), les nerfs rachidiens, les muscles du tronc, les branches issues de l'aorte.

Cette métamérisation est d'une importance extrême. Elle nous montre que les Vertébrés participent de tous les caractères des Artiozoaires, et peuvent être considérés comme des colonies linéaires hautement individualisées, présentant un degré d'organisation analogue à celui que nous avons trouvé chez les Arthropodes et chez les Annélides.

7° Le développement de l'appareil rénal vient préciser d'une façon remarquable la signification véritable du type Vertébré. Nous y trouvons une métamérisation plus nette encore que dans les autres systèmes d'appareil. De plus ce sont des organes segmentaires, tout à fait semblables à ceux des Annélides. Les Vertébrés rentrent donc dans le grand groupe des *Néphridiés*, et sont étroitement alliés aux Annélides.

Comment s'est produite l'évolution qui a conduit d'un groupe

à l'autre ; c'est ce qu'il n'est pas possible de déterminer dans l'état actuel de la science. Les Protochordes, moins élevés en organisation, peuvent nous montrer des stades de cette évolution : nous trouvons dans le *Balanoglossus* et l'*Amphioxus* des indications précieuses sur la phylogénie. Mais ni l'un ni l'autre ne peuvent être considérés comme types ancestraux, au sens strict du mot. Tous les deux présentent l'empreinte d'une spécialisation différente de celle qui a donné les Vertébrés ; il n'est pas admissible que ceux-ci descendent d'ancêtres ayant eu la vie immobile de ces types arénicoles.

Régions du corps. — Comme nous l'avons vu se produire déjà chez les Arthropodes et, à un moindre degré, chez les Annélides, diverses régions du corps se spécialisent chez les Vertébrés, formées chacune de zoonites différenciés dans le même sens ; cette division du corps est en rapport avec la division du travail physiologique, qui se répartit entre les divers zoonites.

Tout d'abord un phénomène de céphalisation éloigne l'anus de l'extrémité postérieure du corps, et le fait cheminer en avant sur la ligne médio-ventrale ; toute la portion post-anale est progressivement abandonnée par les organes essentiels, et ne conserve plus que ses vertèbres et les muscles intervertébraux : elle se réduit à l'état de *queue*.

A l'autre extrémité du corps, où se trouvent la bouche et les organes des sens, se produit une spécialisation d'un autre ordre, due à l'importance capitale de ces organes. Cette spécialisation se traduit par une coalescence extrême des zoonites de cette région. Chez aucun Vertébré, la métamérisation n'existe en avant d'une façon évidente. On ne peut y reconnaître des zoonites que par de longues études embryogéniques et par des inductions théoriques, qui ne se dégagent avec netteté que dans les travaux les plus récents.

La portion nerveuse correspondant à cette région prend un développement en rapport avec l'activité sensorielle qui y est localisée, et devient le cerveau, qui n'est que le résultat de la transformation de la moelle épinière. Les nerfs qui émanent de cette masse nerveuse, et dont la plupart peuvent, nous le verrons, être homologués aux nerfs rachidiens, perdent leur disposition régulière. L'axe squelettique, sous la dépendance des parties nerveuses qu'il supporte, manifeste des phénomènes de coalescence analogues. Des parties nouvelles s'y ajoutent pour compléter la protection du cerveau, des organes des sens, des fentes branchiales et l'ensemble aboutit à cet édifice complexe qui est le crâne.

Cette région antérieure si profondément différenciée est la *tête*.

Elle est toujours bien définie dans l'anatomie interne par le cerveau, le crâne, le squelette branchial, les branchies, quand elles existent. Mais chez les Vertébrés inférieurs, la limite de la tête est peu visible extérieurement; cette région ne peut être séparée de la suivante que par des considérations basées sur les rapports anatomiques. Au contraire, chez les Vertébrés supérieurs, à partir même des Batraciens, la tête est nettement délimitée et est rattachée au reste du corps par une région amincie, où n'arrive pas le cœlome, et que traversent simplement les organes passant de la tête au tronc (œsophage, trachée-artère, colonne vertébrale, moelle épinière). C'est le *cou*.

La portion médiane du corps, où se logent les organes des fonctions de nutrition, le *tronc*, porte aussi les membres. C'est la présence de ces organes de locomotion qui est le principal facteur intervenant dans la formation de cette région du corps chez les Vertébrés. Lorsqu'ils entrent en régression, on voit la spécialisation du thorax et de la queue s'atténuer; elle disparaît presque complètement chez les Serpents, où les membres n'existent plus. La tête seule, dont la formation a pour cause la localisation des organes des sens, persiste comme région bien différenciée.

Nous bornerons là ces considérations sur la morphologie extérieure. Il n'y a pas lieu en effet de l'étudier avec autant de détails que chez les Invertébrés. La forme du corps nous sera révélée par l'étude du squelette, où sera traitée aussi tout naturellement l'histoire des membres. L'étude des formations tégumentaires complètera enfin la description extérieure.

Il faut cependant, au début de l'histoire des Vertébrés, que nous donnions un aperçu général de l'évolution du groupe et des diverses adaptations auxquelles il a pu se prêter. Les découvertes de la Paléontologie nous doivent être ici d'un puissant secours, et il n'est pas de groupe zoologique où l'étude des formes fossiles soit plus indispensable pour permettre des spéculations phylogénétiques de quelque précision. Nous essayerons, dans les pages qui suivent, d'esquisser, autant qu'il est possible de le faire dans l'état actuel de la science, les grands traits de l'arbre généalogique probable des Vertébrés. Mais nous devons insister auparavant sur le caractère de simple probabilité que doivent toujours garder des spéculations de cet ordre; quelle que soit la prudence qu'on y apporte, elles renferment toujours une part d'hypothèse et il faut les distinguer avec soin des données positives de la science. Les caractères qui

permettent de relier un groupe donné à un autre n'apparaissent dans le premier qu'à l'état sporadique : l'un d'eux se trouve dans un type, un autre dans un second, mais on trouve bien rarement un type qui synthétise tous ces caractères et qui par suite puisse être considéré comme l'ancêtre réel du second groupe. En d'autres termes, la paléontologie et l'anatomie comparée nous montrent le sens de l'évolution, et nous permettent d'imaginer des types de passage hypothétiques qui conduisent d'un groupe à un autre; mais rarement elles nous mettent en présence de types de passage existant réellement. D'ailleurs, les résultats même ainsi réduits présentent une remarquable grandeur, et le fait de pouvoir arriver à constituer de pareilles séries ininterrompues de formes même idéales, est assurément l'une des plus belles conquêtes de la science contemporaine.

Il est hors de doute que les Poissons sont les premiers Vertébrés apparus à la surface de la terre. Leur organisation manifestement inférieure et les nombreux points de leur anatomie, qui se retrouvent dans le développement des autres groupes, le prouvent surabondamment. La Paléontologie est d'accord en cela avec l'Anatomie comparée. Tandis que les premiers vestiges de Poissons se rencontrent dès les premières couches fossilifères (Silurien moyen), les Batraciens n'apparaissent qu'au Carbonifère.

Les premières formes connues ont laissé bien peu de traces de leur squelette; celui-ci était en effet purement cartilagineux, et on peut admettre sans peine que les premiers Poissons n'avaient d'autre appareil de soutien qu'une corde dorsale, comme cela se retrouve de nos jours chez l'Amphioxus et les Cyclostomes. Mais ces formes ancestrales n'ont laissé aucune trace. Les *Pleuracanthus*, dépourvus de corps vertébraux, et à corde dorsale non segmentée, sont ceux qui s'en rapprochent le plus. Leur queue était *diphycerque*, c'est-à-dire divisée par la notochorde en deux parties égales (fig. 475 A). Mais la présence d'arcs neuraux et de membres pairs, les spécialise nettement. On s'accorde à en faire les *Prosélaciens*, et à les considérer comme la souche commune des Sélaciens et des Ganoïdes. Les premiers ont persisté depuis la période primaire en gardant leurs caractères ancestraux : leur squelette entièrement cartilagineux ; leurs dents et leurs piquants solides, souvent seuls conservés chez les fossiles ; leurs fentes branchiales distinctes et s'ouvrant directement à l'extérieur ; leur queue *hétérocerque*, c'est-à-dire à deux lobes inégaux, le supérieur plus grand et soutenu seul par l'extrémité de la corde dorsale relevée (fig. 475 B). Ils ont faiblement évolué, sans subir de modifications profondes.

Au contraire les GANOÏDES ont montré une puissance d'évolution remarquable, et, tandis que les uns se perpétuaient jusqu'à nous, les autres donnaient naissance à tous les autres groupes de Poissons. Les Ganoïdes se rattachent d'ailleurs aux Sélaciens primitifs par des formes de passage intéressantes, les *Acanthodes*, dont les nageoires présentaient en avant de forts piquants (ichthyodorulites) comme les Sélaciens, et dont les écailles séparées encore les unes des autres comme chez ces derniers, et donnant à la peau un aspect chagriné, prennent la forme rhomboïdale et l'aspect brillant caractéristique des Ganoïdes.

C'est, en effet, à leurs écailles émaillées osseuses, en général losangiques, que ces Poissons doivent le nom que leur a donné Agassiz. Les plus primitifs se rattachent nettement aux Prosélaciens par leur queue presque diphycerque, leurs nageoires paires couvertes d'écailles à la base, et leurs nageoires impaires dépourvues de ces pièces en chevron que nous décrirons plus loin sous le nom de *fulcres*. Ce sont les *Crossoptérygiens*, représentés encore aujourd'hui par le *Polypterus*. Leur squelette est naturellement cartilagineux; et il en est de même des *Chondrostéens*, dont la queue est franchement hétérocerque, la peau nue (*Spatularia*) ou armée de cinq rangées de plaques osseuses (*Acipenser*), les nageoires munies de fulcres. Tous ces Ganoïdes cartilagineux se rattachent aux Sélaciens non seulement par la nature de leur squelette, mais par un certain nombre de faits anatomiques, comme la présence d'un repli membraneux spiral (*valvule spirale*) dans l'intestin. Ils s'élèvent cependant au-dessus de ce groupe par la constitution de leur appareil branchial, constitué comme celui des Téléostéens et protégé aussi par un opercule.

Les Ganoïdes se rattachent d'ailleurs d'autre part aux Poissons osseux par les *Euganoïdes* (*Lepidosteus*, *Amia*) dont le squelette est ossifié. La Paléontologie nous donne de nombreux stades de cette ossification. Dans certains types (*Cœlacanthidés*), les corps vertébraux ne sont pas représentés; dans d'autres (*Holoptychius*), ils sont rudimentaires. Le *Lepidosteus* actuel a sa colonne vertébrale entièrement osseuse. Ces animaux ont entièrement perdu leur valvule spirale, et la ligne de démarcation est fort difficile à établir avec les Téléostéens, surtout pour les formes fossiles, encore moins spécialisées. De nos jours encore, l'*Amia* a été tour à tour ballottée des Ganoïdes aux Téléostéens.

Les TÉLÉOSTÉENS ont, depuis le Crétacé, remplacé peu à peu les Ganoïdes; ils forment aujourd'hui les huit neuvièmes des Poissons. Ils constituent un groupe très homogène, dont l'évolution

se réduit à fort peu de chose et qui ne présente qu'un très petit nombre d'adaptations secondaires.

On peut considérer comme primitifs ceux chez lesquels la vessie natatoire communique par un canal aérien avec l'œsophage. Ce sont les *Physostomes*, originaires du Jurassique. Par une évolution ultérieure, la vessie s'est fermée, et le canal aérien n'est plus représenté que par un ligament. Ce sont les *Physoclystes*. Les uns ont les rayons de leurs nageoires flexibles et articulés, comme ceux des Physostomes. Ce sont les *Anacanthiniens;* on les oppose aux *Acanthoptérygiens*, à rayons rigides et épineux. Ce sont les derniers venus des Poissons; ils ne prennent tout leur développement qu'à l'époque tertiaire et forment aujourd'hui le tiers des Poissons connus.

Les petits groupes aux formes bizarres, mais peu modifiés en somme, des *Plectognathes* et des *Lophobranches*, complètent cet ensemble.

Les adaptations secondaires que nous présentent les Poissons sont au nombre de deux : la tendance à une vie arénicole ou limicole, la tendance à émerger dans l'air.

Le premier mode se résume en général à de légères modifications dans la forme des nageoires antérieures, dont les rayons servent à la locomotion sur le sol. Chez le *Periophthalmus*, le membre se modifie au point que l'animal, à marée basse, peut sauter, comme une grenouille, après les petits animaux dont il se nourrit.

La plus extraordinaire des modifications qui se puisse rencontrer est celle qu'offrent les *Pleuronectes*, qui sont presque constamment couchés sur le sable, les uns sur le côté droit, les autres sur le côté gauche. En raison de cette position particulière, la symétrie première du corps se modifie complètement : le côté sur lequel est couché l'animal est blanc, l'autre est au contraire coloré. Les deux yeux et les deux narines passent sur ce dernier, et la musculature s'y développe d'une façon plus considérable. Le crâne se déforme et perd toute symétrie. Ces diverses modifications peuvent se suivre dans l'ontogénie, le jeune à sa naissance étant absolument symétrique, et se modifiant progressivement (fig. 447).

Les tentatives faites par les Téléostéens pour se soustraire à la vie aquatique sont peu nombreuses et surtout peu couronnées de succès, soit que l'animal se serve de ses nageoires pour le vol (*Dactylopterus, Exocœtus*), soit qu'il emploie les dents de son opercule à progresser sur le sol ou même à monter aux arbres (*Anabas*), soit enfin qu'il rampe dans l'herbe par les ondulations

de son corps (*Anguilla*). Les seules modifications qui en résultent consistent dans le rétrécissemeut de la fente operculaire (Anguille) ou le développement de replis dans les parois de la cavité branchiale modifiée ainsi en poumon.

Nous trouvons dans un dernier groupe de Poissons une adaptation bien plus complète à la vie aérienne. Je veux parler des DIPNEUSTES, qui peuvent respirer soit par des branchies, comme les autres Poissons, soit par un ou deux poumons correspondant à la vessie natatoire. Ils se rattachent très nettement aux Ganoïdes, en particulier aux *Crossoptérygiens*, au point que plusieurs naturalistes les réunissent dans un même groupe. Les points communs sont la corde dorsale persistante, le squelette incomplètement ossifié, et très conforme à celui des Ganoïdes, la valvule spirale de l'intestin.

Mais l'apparition du nouveau mode de respiration a un reten-

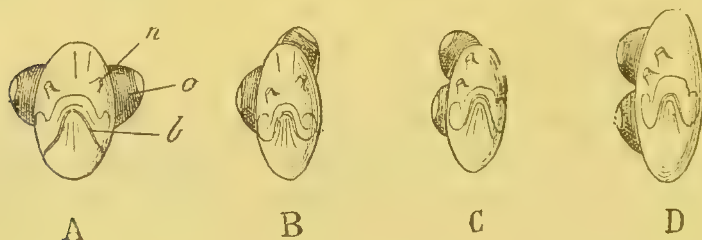


Fig. 447. — Quatre stades du développement post embryonnaire d'un Pleuronecte, montrant le déplacement progressif des yeux (*a*) et des narines (*n*) et l'apparition de l'asymétrie de la bouche (*b*).

tissement notable sur l'anatomie interne, et met les Dipneustes tout à fait à part, sur le passage des Poissons aux Batraciens.

Les BATRACIENS ont apparu dans le terrain houiller. Mais à cette époque ils étaient représentés par les *Stégocéphales*, aujourd'hui complètement éteints. L'origine des Batraciens doit être sans conteste recherchée parmi les Poissons. Le développement et l'Anatomie comparée ne sauraient laisser de doute à cet égard. La Paléontologie affirme nettement cette origine ; la forme la plus simple, la larve de *Branchiosaurus*, a des arcs branchiaux pourvus de dents, et les os des membres réduits à de minces tubes délicats. Ce sont très vraisemblablement les Ganoïdes Crossoptérygiens et les Dipneustes qui constituent le phylum qui a donné naissance au groupe qui nous occupe. Le crâne des Stégocéphales (fig. 448) présente avec celui des Ganoïdes de remarquables rapports : le plan de structure en est le même, et la voûte crânienne est recouverte tout entière par des os dermiques identiques à ceux des Ganoïdes. Toutefois une différence essentielle existe entre les

deux groupes ; on ne rencontre nulle part de forme de passage reliant la nageoire polydactyle des Poissons ou le membre bisérié des Dipneustes à la patte pentadactyle des Batraciens, qui se rencontre même chez les formes les plus inférieures du groupe.

On ne trouve aucun Batracien dans le Jurassique. Cette lacune paléontologique s'explique sans doute par la rareté des dépôts d'eau douce de la majeure partie de cette période. Lorsqu'on arrive au Crétacé inférieur, les Stégocéphales ont entièrement disparu, et les groupes actuels de Batraciens font leur apparition. Malgré cette grande lacune, la liaison de ces groupes avec les Stégocéphales n'est pas douteuse. On s'explique facilement comment, par la régression de certains os, le crâne clos des Stégocéphales amène au crâne si incomplet des Batraciens actuels. La filiation est particulièrement nette pour les Urodèles, où se rencontrent encore à l'époque actuelle : 1° des formes munies à la fois de branchies externes, de branchies internes et de poumons, les *Phanérobranches;* 2° des formes ayant des poumons et des fentes branchiales, les *Cryptobranches;* 3° des formes n'ayant à l'état adulte que des poumons, les *Salamandrines*. Ces dernières passent d'ailleurs, à l'état de Têtards, successivement par les deux premières formes. Dans certaines conditions, elles peuvent ne pas atteindre l'état adulte normal, et se reproduire par pædogenèse quand elles en sont encore à la première forme. C'est le cas de plusieurs Salamandres, et notamment de l'*Amblystome*, réellement Salamandrine dans l'Amérique du Nord, qui, en France, se reproduit quand elle possède des branchies externes, et ne dépasse pas ce stade phanérobranche. On en avait fait le genre *Siredon* Axolotl.

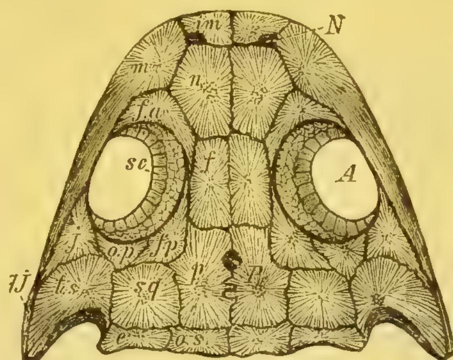


Fig. 448. — Face supérieure du crâne de *Branchiosaurus amblystomus*, du grès rouge de Dresde : A, orbites ; N, fosses nasales ; P, trou pariétal ; *os*, supra-occipital (interpariétal ?) ; *p*, pariétal ; *f*, frontal ; *n*, nasal ; *im*, intermaxillaire ; *m*, maxillaire ; *fa*, præfrontal ; *fp*, postfrontal ; *op*, postorbital ; *sq*, squamosal ; *e*, épiotique ; *ts*, supra-temporal ; *j*, jugal ; *qj*, quadrato-jugal ; *sc*, anneau sclérotical.

Concurremment avec les Urodèles, les *Gymnophiones*, dépourvus de queue et de membres, descendent directement des Stégocéphales. On trouve parmi ces derniers un groupe serpentiforme à nombreuses vertèbres, et sans membres, dont le type

est le *Dolichosoma*, mais il est douteux que ce soit l'origine des Gymnophiones.

Quant aux *Anoures*, tout fait supposer qu'ils descendent des Salamandrines. Leur développement larvaire l'indique d'une façon fort nette. La Paléontologie est muette à cet égard. L'évolution a dû se produire pendant la période jurassique; car au Crétacé, les Urodèles et les Anoures sont représentés également. Mais les terrains jurassiques ne nous ont conservé aucune forme de passage.

Avec les Reptiles, nous arrivons aux Vertébrés à respiration exclusivement aérienne. Ce groupe, si riche en formes pendant la période jurassique, est aujourd'hui réduit à un assez petit nombre de types. Ils tirent très évidemment leur origine des formes inférieures de Batraciens, des Stégocéphales.

Le type Reptilien primitif est représenté à l'époque actuelle par le seul genre *Hatteria;* mais, aux époques permienne et triasique, des formes analogues étaient plus répandues et on en retrouve jusque dans le Crétacé. On les réunit dans le groupe des *Rhynchocéphales*. Il se distingue de tous les autres groupes de Reptiles par de manifestes caractères d'infériorité : vertèbres biconcaves; sacrum formé de deux vertèbres non soudées; os carré immobile; intermaxillaires non soudés, simplement unis par un ligament : pas d'organes copulateurs; pas de caisse du tympan, pas de peigne oculaire.

Tous ces caractères seront précisés et expliqués plus tard. Qu'il nous suffise d'indiquer ici le rapport que présentent ces êtres avec les Stégocéphales, rapports tellement étroits que, pour beaucoup de types, la place zoologique est difficile à préciser nettement.

A leur tour, les Rhynchocéphales se rattachent très nettement aux *Sauriens*. Avant que Günther n'ait révélé les particularités de son organisation, on rangeait l'*Hatteria* dans ce groupe à côté des Agames. C'est le groupe à la fois le moins spécialisé et le moins élevé en organisation que présente le type Reptilien. Il est parfaitement défini au point de vue anatomique par la présence de deux vertèbres seulement au sacrum, par les vertèbres rarement amphicœliques (*Geckos*), généralement procœliques, leurs dents attachées au maxillaire, et un grand nombre de traits d'anatomie interne qu'on ne peut détailler ici.

L'homogénéité est très grande, et le seul point sur lequel il y ait lieu d'insister est la tendance à la suppression des membres. Cette tendance se manifeste dans deux groupes fort différents, celui des *Scincoïdes* (Brévilingues) et celui des *Annulés*. L'anato-

mie comparée nous montre la réduction graduelle; dans le premier groupe, on trouve des genres à quatre pattes bien développées et pourvues de cinq doigts (*Scincus*); d'autres où les pattes réduites à trois doigts sont d'une extrême brièveté (*Seps*), d'autres encore où un seul doigt persiste à chaque patte (*Chamæsaurus*); chez le *Pygopus*, les membres antérieurs ont disparu, les postérieurs sont réduits à l'état de nageoire ankylosée; ils ne constituent plus qu'un petit mamelon chez le *Pseudopus*. Enfin certains types paraissent tout à fait apodes (*Anguis*, *Acontias*, etc.); leurs membres sont représentés par quelques os rudimentaires cachés sous la peau.

Une réduction semblable se voit chez les Annulés, qui, sauf l'un d'entre eux (*Chirotes canaliculatus*), sont tout à fait apodes, et vivent dans la terre, à la façon des Lombrics.

Cette tendance relie d'une façon parfaite les Sauriens aux *Ophidiens*, dont quelques-uns possèdent encore des rudiments du squelette des membres. L'anatomie des deux groupes est très analogue, et nous sommes autorisés à réunir les Sauriens, représentés seulement à l'époque actuelle par les Lacertiliens, avec les Ophidiens, pour en former un groupe unique. Les Ophidiens semblent d'ailleurs s'être séparés très tard de la souche lacertilienne autant que permettent d'en juger les ossements extrêmement rares qu'on en possède, et qui sont déjà nettement caractérisés. Les Ophidiens ont donc fort peu évolué depuis leur apparition.

Les *Crocodiliens* diffèrent des Lézards par des caractères incontestables de supériorité. La séparation complète de la partie veineuse et de la partie artérielle du cœur indique un réel progrès. Les dents, localisées sur les maxillaires, sont implantées dans des alvéoles; les maxillaires et les intermaxillaires se prolongent vers la ligne médiane en des lamelles, qui, après leur soudure, sépareront en deux portions la cavité buccale primitive; au-dessus de la bouche, se formeront deux canaux, séparés sur la ligne médiane par le vomer. Ce sont les fosses nasales, s'ouvrant au dehors par les narines, dans l'arrière-bouche par les arrière-narines. Ces divers traits anatomiques ne se rencontrent avec une semblable perfection que chez les Mammifères.

On a comparé les Crocodiliens aux grands Sauriens nageurs de la période secondaire, les *Ichthyosaures*, les *Plésiosaures*, et on a souvent réuni les trois groupes dans la sous-classe des *Hydrosauriens*. Mais c'est là une simple apparence, due à une adaptation commune à la vie aquatique. L'adaptation est d'ailleurs bien moins prononcée chez les Crocodiliens, et il est impossible de faire dériver la patte peu spécialisée des Crocodiles de la nageoire

des Enaliosauriens. En réalité, la parenté avec les *Sauriens* remonte beaucoup plus loin et doit être recherchée dans l'origine même de ce groupe, dans les *Rhynchocéphales*. On peut suivre d'une façon fort nette le chemin suivi par l'évolution paléontologique du groupe, des Rhynchocéphales aux Crocodiliens actuels. Le passage se fait par des types, formant le groupe des *Parasuchiens*, où les fosses nasales ne sont pas constituées à l'état de cavités spéciales, séparées de la bouche par un palais, et où les narines communiquent directement avec la bouche par un canal vertical. Les Crocodiliens actuels, par opposition, forment le groupe des *Eusuchiens*.

Les *Chéloniens* constituent parmi les Reptiles un type tout à fait isolé et rigoureusement délimité; la carapace et le plastron qui protègent leur corps forment l'un des caractères les plus nets qui puissent servir à définir un groupe. Leurs mâchoires, dépourvues de dents et revêtues d'un étui corné, les ont fait rapprocher par quelques auteurs du groupe fossile des *Anomodontes*, mais il semble plutôt y avoir là un phénomène de convergence qu'une parenté réelle. On trouve du reste une tortue dès le Trias (*Psammochelys*), et, chose remarquable, le type chélonien est déjà réalisé dans toute son intégrité, la carapace et le plastron sont complètement ossifiés, et presque entièrement soudés l'un à l'autre. Elle appartient même à un groupe encore existant, les *Pleurodires*, le plus spécialisé de tous.

La Paléontologie ne peut donc rien nous apprendre sur la phylogénie du groupe. L'anatomie comparée et l'embryogénie sont à cet égard moins muettes; elles nous enseignent nettement le processus de formation de ces boucliers osseux, elles montrent comment a pu se produire, à partir des Rhynchocéphales, l'évolution du groupe, sans décider si nous sommes en présence des types de passage eux-mêmes.

Les Oiseaux constituent l'une des classes les plus homogènes du Règne animal. Ils sont avant tout caractérisés par leur régime essentiellement aérien, et leur faculté de vol. Leur origine est assez clairement élucidée, elle est nettement reptilienne. La Paléontologie nous a révélé des Reptiles volants, les Ptérosauriens. Mais ce n'est pas dans ces types, dont le vol était plutôt analogue à celui des Chauves-Souris, qu'il faut rechercher l'origine des Oiseaux. Ils se sont éteints sans descendance.

Les Oiseaux descendent des Dinosauriens, dont plusieurs montent une adaptation progressive au saut, et se distinguent de tous les autres par leurs membres allongés, et leur bassin remarquablement développé. Eux-mêmes tirent leur origine des

Rhynchocéphales, et manifestent un remarquable polymorphisme.

Le groupe qui nous intéresse le plus ici est celui des *Ornithopodes*, dont le nom indique les affinités. Le membre inférieur est construit sur le même plan que celui des Oiseaux. Toutefois, les caractères aériens ne se montrent chez les Ornithopodes que d'une façon tout à fait sporadique. Ces constatations peuvent éclairer l'Anatomie comparée sur le processus de formation du groupe des Oiseaux, mais il n'existe aucun Ornithopode qu'on puisse considérer comme formant l'origine du groupe. Il est bon de remarquer ici que, chez les Crocodiles mêmes, on trouve un certain nombre de caractères qui tendent au type Oiseau (cerveau, organe central de la circulation); sans vouloir chercher là une preuve de parenté directe, nous devions signaler cette curieuse affinité.

L'*Archæopteryx* est le premier type où se rencontrent pour la première fois les caractères nets de l'Oiseau; il établit d'une façon très évidente le passage des Reptiles aux Oiseaux par sa queue de Lézard munie de vingt vertèbres, et emplumée de longues pennes, par ses membres antérieurs également emplumés et présentant trois doigts armés de griffes; enfin par ses membres postérieurs, munis de quatre doigts dont les métatarsiens sont incomplètement soudés; les mandibules étaient armées de dents implantées dans des alvéoles.

Si nous sommes fixés sur l'origine des Oiseaux, nous savons fort peu de chose de leur évolution. Pendant le Crétacé, les Oiseaux qui succèdent à l'*Archæopteryx* sont tous encore pourvus de dents; mais tandis que dans un groupe, les *Odontolcæ*, elles sont implantées dans des alvéoles, dans l'autre, les *Odontormæ*, elles sont soudées aux maxillaires.

A l'époque actuelle, les dents ont totalement disparu; et deux groupes sont encore à distinguer : les *Ratites*, à sternum dépourvu de crête osseuse, et dont les ailes très réduites sont impropres au vol; les *Carinates*, à sternum pourvu d'un bréchet. Pour quelques auteurs, ces deux groupes auraient une origine différente, et représenteraient respectivement la descendance des *Odontolcæ* et des *Odontormæ*.

L'opinion de Fürbringer semble plus vraisemblable. Les Ratites ne constituent pas un groupe homogène, mais sont issus de divers types de Carinates, par régression des ailes et perte de la faculté de voler; un simple fait de convergence les unit les uns aux autres : ce serait donc un groupe éminemment artificiel. Les Autruches se rattacheraient aux Palmipèdes et présenteraient à

la fois des caractères des *Anser*, des Tubinares et des Stéganopodes; les Casoars seraient alliés aux Échassiers (*Grus*) et aux Gallinacés, l'Aptéryx ainsi que le *Dinornis* procéderait des Rallidés.

L'évolution des Oiseaux a été du reste très faible; leurs variations ont été de peu d'étendue, et la difficulté que présente leur classification indique combien le groupe est homogène.

Avec les MAMMIFÈRES, nous atteignons le stade maximum de perfectionnement organique atteint par les Vertébrés, et par le règne animal tout entier.

L'origine du groupe est encore assez obscure. Il est certain qu'on doit regarder les Monotrèmes comme les plus rapprochés de la souche commune des Mammifères, et comme ayant conservé le plus de caractères spéciaux à ces types ancestraux inconnus, que Marsh a désignés sous le nom d'*Hypothériens*.

Ces caractères primitifs sont : l'os coracoïde distinct et articulé au sternum; l'humérus et le fémur presque horizontaux, au lieu d'élever le corps comme chez les autres Mammifères; la présence d'un cloaque où s'ouvrent le rectum, les conduits génitaux et les conduits urinaires; le peu de développement des glandes mammaires et enfin le mode de reproduction par des œufs méroblastiques. Ces caractères nettement primitifs peuvent aussi bien rapprocher les *Hypothériens* des Reptiles et des Batraciens. Les deux hypothèses ont en effet été émises, sans qu'on puisse à l'heure actuelle décider en faveur de l'une ou de l'autre.

Un groupe de Reptiles, les *Thériodontes*, montre une mâchoire hétérodonte comme celle des Mammifères. Mais faut-il voir là une parenté réelle? Faut-il au contraire, avec Huxley et Balfour, admettre une origine batracienne, à cause du double condyle, qui existe dans les deux groupes, et des os marsupiaux, qui représenteraient l'épipubis des Batraciens?

Quoi qu'il en soit, les Monotrèmes sont certainement les plus voisins de cette souche première. Mais eux-mêmes possèdent des caractères de spécialisation, notamment la régression des dents et la formation du bec corné. Ils se sont certainement séparés des autres Mammifères de très bonne heure. Les Mammifères mésozoïques sont en effet divisés en deux groupes : les *Multituberculés*, dont les dents à tubercules nombreux rappellent les molaires du jeune Ornithorynque, et les *Pantothériens* qui ont dû donner les autres Mammifères. Ces derniers à leur tour se divisent en deux groupes : les uns, présentant l'angle inférieur de la mâchoire infléchi en dedans, conduisent aux *Marsupiaux;* les autres ont donné naissance aux *Placentaires* (Marsh).

L'évolution des *Marsupiaux* a été très faible, et s'est limitée

à des variations de régime. Bien autrement grande a été celle des Mammifères Placentaires.

Les moins spécialisés semblent être les *Insectivores*, qui, par une simple variation de régime, ont évolué aux *Carnivores* et aux *Rongeurs*. La transition avec les premiers est évidente ; le passage aux Rongeurs se fait par des formes fossiles (*Tillodontes*) à molaires tuberculeuses, présentant deux incisives à croissance continue, mais accompagnées de chaque côté par deux autres petites incisives et par une canine.

C'est de ce premier groupe que sont dérivés les *Ongulés*, qui marchent sur l'extrémité des doigts et ont la dernière phalange protégée par un sabot. Ce sont essentiellement des Mammifères coureurs, où les membres cessent d'avoir le rôle préhensile qu'ils possèdent dans la plupart des Onguiculés. La multiplicité des doigts, qui est surtout liée à la préhension, n'a donc plus de raison d'être ; elle devient au contraire défavorable à la rapidité de la course. Aussi voit-on le nombre des doigts diminuer dans les types d'Ongulés les plus spécialisés. La Paléontologie nous montre d'ailleurs que c'est là un phénomène de régression, et que les ancêtres des Ongulés étaient réellement pentadactyles. Nous montrerons à propos du squelette les séries phylogénétiques qui permettent de comprendre cette évolution des membres.

Contentons-nous d'indiquer présentement que les Ongulés nettement spécialisés peuvent se diviser, à l'époque actuelle, en deux grands groupes : les *Périssodactyles* ayant un ou trois doigts (il y a exception pour les membres antérieurs des Tapiridés, qui ont quatre doigts), dont le médian a toujours la prédominance, et les *Artiodactyles*, présentant deux ou quatre doigts.

Ces deux groupes, de beaucoup prédominants aujourd'hui, ont été réunis par Cope sous le nom de *Diplarthres*, exprimant la disposition spéciale du carpe et du tarse, où l'arrangement des os alterne d'une rangée à l'autre. Cette disposition n'est pas primitive, mais constitue un caractère de spécialisation. La forme originelle est une disposition sérielle, qui se rencontre chez des types pentadactyles à molaires tuberculeuses, découverts par Cope dans les couches éocènes d'Amérique, et qu'il a appelés du nom de *Condylarthres*. Ces types primitifs, dérivés eux-mêmes des *Créodontes*, formes alliées à la souche originelle des Carnivores, constitueraient l'origine de tous les Ongulés actuels. Une seule forme, l'*Hyrax*, rappelle à l'heure actuelle les *Condylarthres* par la disposition des os du tarse et du carpe. On peut la considérer par suite comme la forme la plus voisine de la souche initiale.

Les *Proboscidiens*, représentés aujourd'hui par le seul genre *Elephas*, sont un type aberrant descendant du Mastodonte, mais dont on ne connaît pas l'origine exacte. Ce sont évidemment des Ongulés, dont le tarse et le carpe montrent des analogies avec les parties correspondantes des *Hyracoïdes* et des *Condylarthres*. Mais on ne connaît pas de types intermédiaires. Les Mastodontes apparaissent brusquement dans le Miocène moyen. Les principaux traits de leur organisation spéciale présentent du reste de nombreux analogues épars dans le groupe des Ongulés. Le développement du nez en trompe s'observe chez quelques *Condylarthres*, chez les *Tapiridés*, etc., sans toutefois être aussi

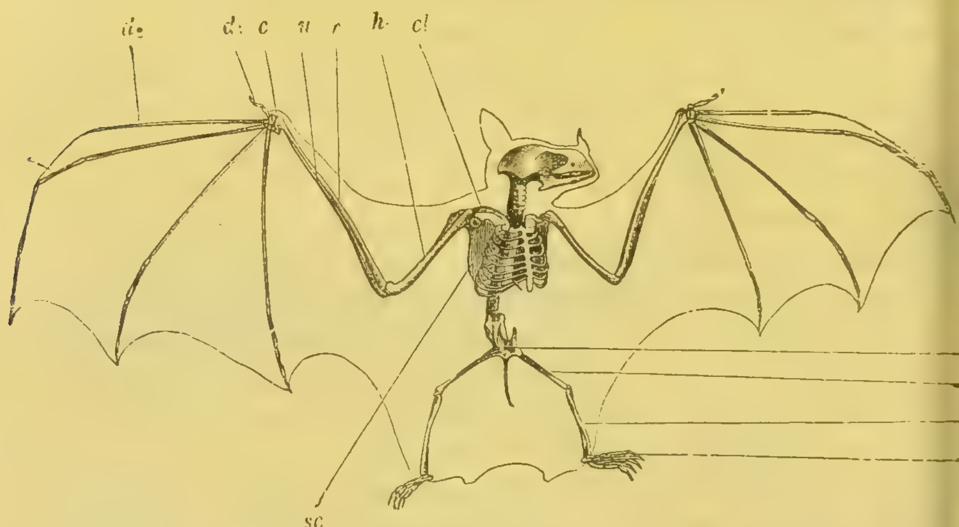


Fig. 449. — Squelette de Chauve-Souris : *cl*, clavicule ; *sc*, omoplate (scapulum) ; *h*, humérus ; *r*, radius ; *u*, cubitus (*ulna*) ; *c*, carpe ; d_1, pouce ; d_2, second doigt ; *b*, bassin ; *f*, fémur ; *t*, tibia ; *p*, pieds.

excessif. Les molaires des Mastodontes rappellent celles du Tapir par leurs collines transversales. Mais on ne connaît aucun type réellement allié aux Proboscidiens.

La série des Mammifères se termine par deux groupes importants, celui des *Primates*, et celui des *Lémuriens* qui joue à Madagascar le rôle des Primates dans les autres régions. Leur origine est totalement inconnue ; on en est réduit à des hypothèses extrêmement vagues, si peu fondées qu'il n'est pas utile de les rapporter ici. Les Primates n'apparaissent que dans le Miocène, et, dès l'origine, les deux groupes des *Platyrrhiniens* et des *Catarrhiniens* sont nettement séparés ; il y a donc lieu de croire que ce sont deux groupes distincts, d'origine différente, et qu'a rapprochés seulement une identité d'adaptation.

Les *Lémuriens* sont plus anciens (Eocène), et ils étaient à l'ori-

gine plus répandus qu'à l'époque actuelle. On a signalé des analogies avec les Insectivores, avec les Ongulés. Mais elles sont tellement lointaines qu'il n'y a pas lieu de s'y arrêter.

Indépendamment de ces groupes à évolution normale, due simplement à des changements de régime alimentaire, les Mammifères nous présentent des formes d'adaptation plus profondément modifiées, des types aériens et des types aquatiques.

Il faut considérer comme une tendance à la première adaptation la formation des parachutes que possèdent certains types isolés (Galéopithèque, Polatouche). Un repli cutané, le *patagium* relie les deux membres de chaque côté et la queue. Lorsque

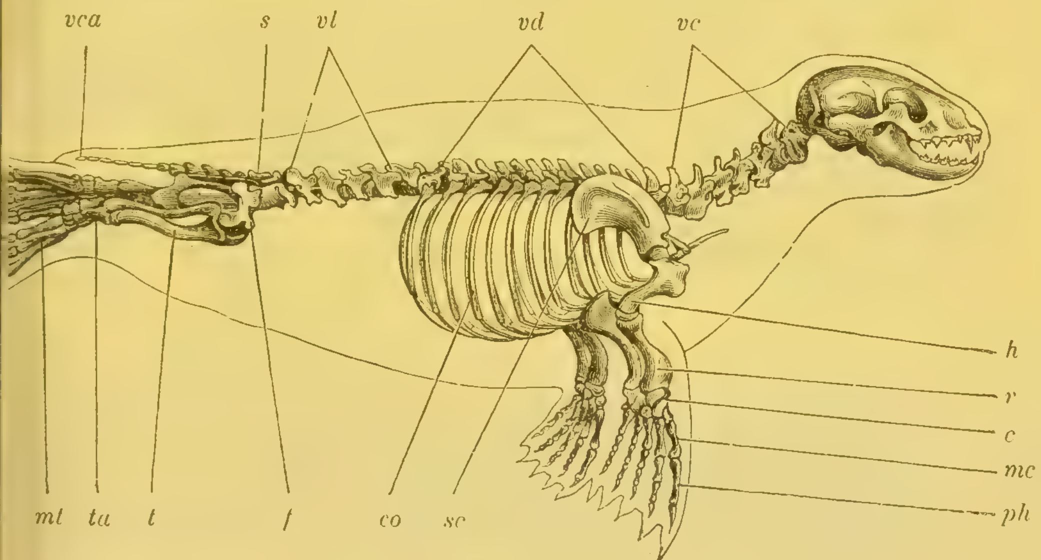


Fig. 450. — Squelette de Phoque : *vc*, vertèbres cervicales, *vd*, vertèbres dorsales ; *vl*, vertèbres lombaires ; *s*, sacrum ; *vca*, vertèbres caudales ; *co*, côtes ; *sc*, scapulum ; *h*, humérus ; *r*, radius ; *c*, carpe ; *mc*, métacarpe ; *ph*, phalanges ; *f*, fémur ; *t*, tibia, *ta*, tarse ; *mt*, métatarse.

l'animal s'élance du haut d'un arbre en étendant ses membres, le repli cutané se développe et constitue un parachute, qui ralentit la descente, et permet une sorte de locomotion rapide, différente du vol, sans doute, mais s'en rapprochant sous plus d'un rapport.

Les *Chéiroptères* seuls sont réellement capables de vol. Leur membre antérieur est transformé en aile, grâce à l'allongement considérable des doigts antérieurs, le pouce excepté, et au repli membraneux (patagium) qui s'étend entre eux et vient se rattacher au corps (fig. 449). Ce ne sont en définitive que des Insectivores spécialisés.

L'adaptation à la vie aquatique peut s'obtenir chez certains Mammifères, sans que l'anatomie en soit sensiblement modifiée.

L'Hippopotame, plusieurs Rongeurs peuvent rester longtemps sous l'eau des cours d'eau ou des lacs. D'autres, comme la Loutre, l'Ornithorhynque, le Castor, ont les pattes palmées. Trois ordres sont plus spécialement adaptés à la vie aquatique, les *Pinnipèdes*, les *Sirénides*, les *Cétacés*.

Les *Pinnipèdes* sont des Carnivores nageurs, comme l'attestent la dentition de plusieurs d'entre eux et l'ensemble de l'anatomie interne. Les membres se sont fortement modifiés. Ils sont terminés par une large nageoire, formée par un épais repli tégumentaire empâtant les 5 doigts, où persistent les griffes. La patte toutefois est entièrement mobile, et permet une locomotion ter-

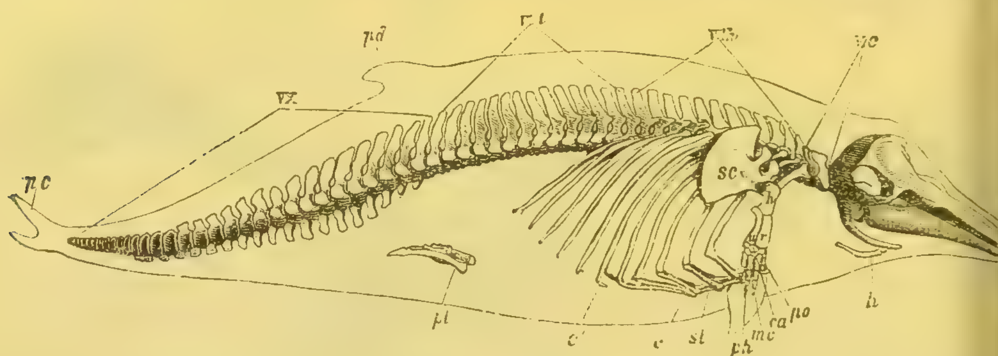


Fig. 451. — Squelette de Dauphin : *vc*, vertèbres cervicales ankylosées ; *vth*, vertèbres thoraciques; *vl*, vertèbres lombaires ; *vx*, vertèbres caudales ; *c*, côtes ; *c'*, fausses côtes ; *st*, sternum ; *h*, os hyoïde ; *sc*, scapulum ; *h*, humérus ; *r*, radius ; *u*, cubitus ; *ca*, carpe ; *mc*, métacarpe ; *pa*, pouce, *ph*, phalanges ; *pl*, rudiments de la ceinture pelvienne ; *pd*, nageoire dorsale ; *pc*, nageoire caudale.

restre, pénible sans doute, mais souvent employée par l'animal (fig. 450).

Les *Sirénides* doivent être de même considérés comme des Ongulés aquatiques. La forme générale du corps rappelle celle des Phoques. Les membres sont aussi mobiles au coude, et la main qui les termine présente des ongles rudimentaires ; ils peuvent se traîner sur le sol du rivage. Les vertèbres du cou sont encore mobiles, et les doigts gardent les trois phalanges normales ; la dentition est hétérodonte. Les membres postérieurs ont disparu ; le bassin seul persiste. Enfin il s'est constitué une nageoire caudale.

Les *Cétacés* sont de beaucoup les mieux adaptés à la vie pélagique ; ils ont pour toujours abondonné les rivages et la terre ferme et sont exclusivement marins. Le cou est immobile, très court ; les membres antérieurs existent seuls, et sont transformés en palettes ankylosées ; les doigts qui les terminent montrent de

nombreuses phalanges, et les ongles ont entièrement disparu. Le bassin est tout à fait rudimentaire. La mâchoire inférieure est dépourvue de branche montante ; enfin les dents sont toutes semblables et ne subissent pas de remplacement. Les Cétacés sont donc les types les plus éloignés des Mammifères ordinaires. Ils présentent de nombreux points communs avec les grands Sauriens nageurs jurassiques ; mais il ne semble pas possible d'en conclure, comme l'a fait C. Vogt, à une parenté réelle. Ces analogies trouvent une explication suffisante dans le degré extrême auquel est poussée l'adaptation. Il semble plus rationnel de porter son attention sur les rapports que les types les premiers apparus (*Zeuglodon*, *Squalodon*) présentent avec la souche originelle des Carnivores. Mais dans tous les cas, ils ont subi les transformations les plus profondes qu'il nous soit donné d'observer dans toute la classe des Mammifères.

CHAPITRE XIV

VERTÉBRÉS. — TÉGUMENTS.

Constitution générale. — Les téguments des Vertébrés se composent, dans tous les groupes, de deux couches superposées : le *derme* et l'*épiderme*.

Le *derme*, dérivé du mésoblaste de l'embryon, est essentiellement formé de tissu conjonctif. Ce sont des fibres conjonctives, en général étroitement entrelacées et constituant une membrane résistante où pénètrent des vaisseaux et des nerfs. Des cellules conjonctives y existent aussi en plus ou moins grande abondance. Les éléments musculaires y sont fort peu développés, et n'ont d'autre rôle que de mouvoir les organes accessoires (poils, plumes, etc.) qui dépendent de l'épiderme. Dans tous les cas, ces muscles ne jouent aucun rôle dans la locomotion de l'animal. C'est là un caractère essentiel des Vertébrés, qui les sépare nettement de la plupart des autres animaux, chez lesquels la locomotion s'effectue par des muscles dépendant des téguments. On ne peut plus parler ici d'enveloppe musculo-cutanée.

Le derme est relié aux parties sous-jacentes par un tissu de fibres lâchement unies, laissant à la peau une certaine indépendance relativement aux parties profondes du corps. C'est le *tissu sous-cutané*. Il s'y rencontre des cellules adipeuses, tantôt isolées, tantôt réunies en groupes considérables : ce sont elles qui forment les panicules graisseux, si considérables par exemple chez le Porc, les Cétacés, etc. Le rôle protecteur de cette couche adipeuse contre le froid et contre les chocs est évident.

L'*épiderme* est uniquement formé de cellules juxtaposées et disposées sur plusieurs couches. Il dérive de l'épiblaste. Pendant une plus ou moins grande partie de la vie embryonnaire, les cellules qui le composent sont toutes semblables, toutes également vivantes. Cette homogénéité se conserve chez les Poissons et certains Batraciens. Mais chez les animaux à vie aérienne, les assises superficielles meurent, se dessèchent, deviennent cornées, et l'épiderme se divise en deux couches : la *couche cornée*, formée de cellules mortes, s'exfoliant peu à peu, et la couche profonde ou

couche de Malpighi, formée de cellules jeunes, en voie de prolifération continuelle ; à mesure qu'elles vieillissent, ces cellules s'éloignent du derme par suite de la formation de nouvelles cellules au-dessous d'elles. Les sucs nutritifs des vaisseaux ne leur arrivent plus en quantité suffisante ; elles meurent, et ce sont leurs débris qui forment la couche cornée.

Quelques-unes des cellules de l'épiderme deviennent glandulaires ; d'autres sont chargées de produire ces organes variés (poils, plumes, écailles, cornes, etc.), connus sous le nom de *productions épidermiques* ou *phanères*, organes protecteurs ou défensifs, très répandus chez les Vertébrés.

Le derme peut aussi donner naissance par ossification de certaines de ses parties à des plaques protectrices plus ou moins étendues. Ces plaques sont quelquefois formées par le derme seul (écailles des Téléostéens). D'autres fois, elles sont recouvertes par des productions cornées épidermiques (carapace des Tortues). Dans d'autres cas enfin, le derme et l'épiderme s'associent pour donner naissance à des productions spéciales (dents, écailles des Sélaciens et des Ganoïdes). Quoi qu'il en soit, nous réunirons sous le nom d'*exo-* ou de *dermo-squelette* les productions osseuses du derme, accompagnées ou non par les productions épidermiques. Nous diviserons ce chapitre en trois paragraphes :

1° Étude de la peau proprement dite et des glandes qui s'y développent ;

2° Productions épidermiques ;

3° Dermosquelette.

§ 1. — *Étude de la peau.*

Nous avons montré, au début de ce livre, comment les variations morphologiques, dont l'étude est l'objet de l'anatomie comparée, se retrouvent quand on suit les diverses phases de l'ontogénie d'un type. Cette loi est particulièrement nette quand il s'agit des Vertébrés. Au début de chacun des chapitres relatifs à l'anatomie de ces animaux, nous esquisserons les grands traits du développement de l'appareil, considéré chez un Mammifère (type le plus élevé). Cette esquisse, tout en nous permettant d'établir quelques définitions, sera comme le résumé des transformations qui seront rencontrées dans l'étude de l'appareil à travers les divers groupes des Vertébrés.

Chez l'embryon des Mammifères, la peau se compose : 1° d'un derme homogène, formé de cellules embryonnaires, et séparé de l'épiderme par une surface unie ; 2° d'un épiderme, dont toutes les cellules disposées sur plusieurs rangs sont à peu près semblables, sans couche cornée différenciée. Ce n'est que plus tard que la surface de séparation des deux couches se couvre de plis saillants, et que le derme forme des saillies dans l'épiderme ; ces saillies, désignées sous le nom de *papilles*, reçoivent soit des terminaisons nerveuses, soit des anses vasculaires, destinées à assurer la sensibilité ou la nutrition de l'épiderme. De plus les cellules superficielles de l'épiderme se dessèchent et constituent la couche cornée.

A. Poissons (1). — Chez les Poissons, nous retrouvons beaucoup des caractères que nous venons de décrire rapidement dans l'embryon des Vertébrés supérieurs (fig. 452).

Les cellules de l'*épiderme* (*ep*) sont polyédriques, et engrenées entre elles par des denticulations. Les cellules de la couche

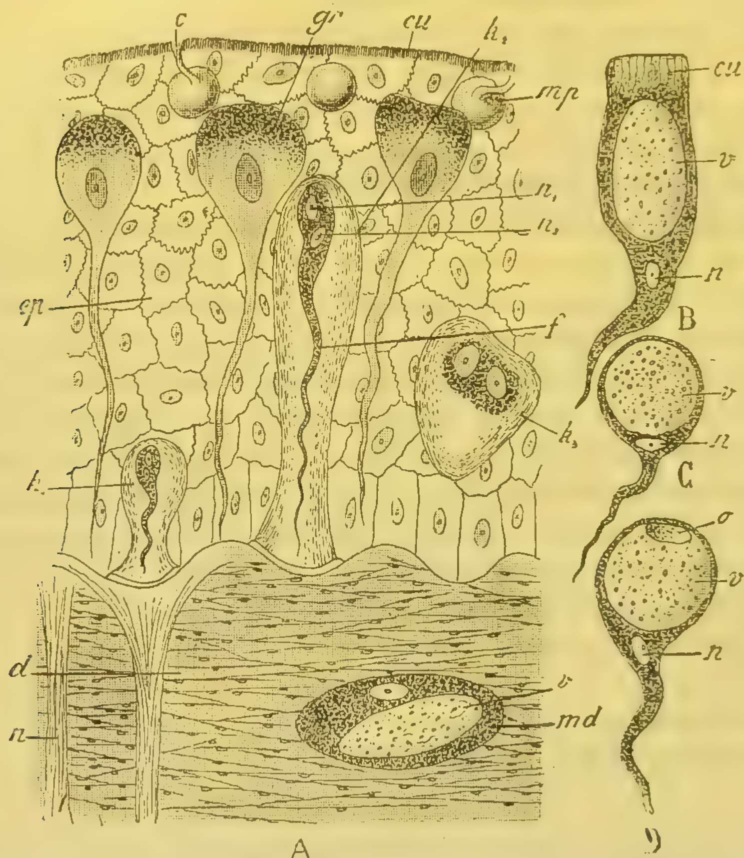


Fig. 452. — A. Coupe de la peau de Lamproie (*Petromyzon marinus*); *ep*, cellules épidermiques; *cu*, cuticule; k_1, k_2, k_3, cellules en masses (*kolben*) à divers états de développement; n_1, n_2, leurs deux noyaux; *f*, filament protoplasmique central; *mp*, glandes unicellulaires; *c*, leur canal excréteur; *gr*, cellules granuleuses; *d*, derme; *n*, nerf; *md*, cellule mucipare dermique; *v*, sa vacuole (composé d'après Leydig, Vogt et Fœttinger). — B. Cellule mucipare avec plateau cuticulaire (*cu*) de la peau de *Petromyzon marinus*. — C. Cellule mucipare de *Cyprinus carassius*. — D. La même ouverte par un orifice supérieur, *o* (Leydig).

superficielle produisent une cuticule striée très nette chez les *Dipneustes*, un petit nombre de Téléostéens, et surtout chez les *Cyclostomes* (*cu*). Jamais il ne se constitue de couche cornée, les Poissons ne sortant jamais de l'eau, et restant toujours dans des

(1) Nombreux mémoires de Leydig. — M. Schultze. *Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon*. A.A.P., 1861. — F.E. Schultze. A.M.A., t. III et t. V.

conditions analogues pour ainsi dire à celles du fœtus des Mammifères.

Le *derme* renferme seul les vaisseaux et les nerfs. Mais il ne constitue en général pas de papilles, et vaisseaux et nerfs forment à la surface de séparation du derme et de l'épiderme un réseau continu. Toutefois, en diverses régions du corps, et notamment dans la tête, on voit se former des saillies dermiques qui repoussent l'épiderme devant elles, mais jamais elles n'atteignent un développement analogue à celui des papilles dermiques des Vertébrés supérieurs.

Cellules mucipares des poissons. — L'épiderme des Poissons sécrète en général un mucus visqueux très abondant. Les organes producteurs de ce mucus sont des cellules épidermiques différenciées, qu'on peut réunir sous le nom de *cellules mucipares*. Elles appartiennent à deux catégories distinctes.

Les unes sont tout à fait superficielles (fig. 452, B, C, D). Le noyau et le protoplasma sont logés à la base ; le mucus est sécrété au contraire dans une grande vacuole à la partie supérieure, et s'échappe au dehors par un petit orifice. Ce sont les « *Becherzellen* » que nous avons déjà rencontrées dans les Mollusques. Dans certains cas (Cyclostomes), ces cellules sont éloignées de la surface, et, lorsqu'elles sont mûres, s'y ouvrent par un petit canal en forme de col allongé (fig. 452 A, *c*).

La seconde espèce de cellules mucipares a été rencontrée aussi avec une forme un peu différente chez les Mollusques. Elles sont placées plus profondément et se prolongent par un pédoncule jusqu'au derme (fig. 452 A, *gr*). Elles sont énormes, et en forme de vésicules closes. Un mucus granuleux se développe à l'intérieur de ces vésicules, qui renferment toujours un noyau et un protoplasma, constituant leur partie vivante. On a décrit ces cellules spéciales chez les Cyclostomes, et, parmi les Téléostéens, chez les Tanches, les Anguilles, etc., dont l'appareil mucipare est très développé.

Dans le *Protopterus*, les cellules mucipares se rassemblent pour former de vraies glandes tout à fait analogues à celles des Batraciens (Parker).

Enfin les éléments tégumentaires peuvent être colorés par des pigments. Ceux-ci se développent dans des *cellules pigmentaires* étoilées ; elles peuvent exister aussi bien dans l'épiderme que dans le derme, ou même dans une couche spéciale placée au-dessous du derme, au niveau du tissu adipeux sous-cutané. Dans certains types, il existe de vrais *chromatophores*, semblables à ceux des Céphalopodes, sous la dépendance du système nerveux, qui peu-

vent se dilater ou se contracter, et par suite, comme dans le Turbot par exemple, modifier dans une certaine mesure la couleur suivant celle du fond. Très fréquemment la couleur s'avive dans la saison des amours. Le *Mullus* est connu par les vives couleurs qu'il prend au moment de mourir.

B. Batraciens. — Les Batraciens (1) nous montrent nettement une forme de passage entre l'épiderme des Poissons et celui des Vertébrés supérieurs.

Chez les Têtards, et pendant toute la vie dans la majorité des *Pérennibranches*, l'épiderme est constitué, comme chez les Poissons, par des cellules toutes de même nature, sans qu'on puisse y distinguer une couche cornée. Mais il n'existe que deux assises superposées : l'assise externe est recouverte d'une cuticule striée, l'assise interne est formée de cellules plus volumineuses parmi lesquelles certaines, connues sous le nom de *cellules de Leydig* (2), deviennent énormes et sécrètent un mucus abondant, qui se dépose dans la cellule sous forme de vacuoles, entre lesquelles passent de fins filaments protoplasmiques en réseau.

Chez les Batraciens adultes, apparaît la division de l'épiderme en deux couches, que nous rencontrerons désormais dans les classes plus élevées. Les cellules superficielles forment une *couche cornée*, à une seule assise de cellules. La couche inférieure peut déjà porter le nom de *couche muqueuse* ou *couche de Malpighi*. Elle est formée de plusieurs assises de cellules régulièrement disposées (fig. 453, *e*).

La couche cornée tombe périodiquement par larges plaques, à cellules polygonales, et est remplacée par l'assise supérieure de la couche de Malpighi.

Chez les Batraciens terrestres, la peau, au lieu de rester lisse comme dans les types aquatiques, se couvre de mamelons qui la rendent rugueuse. Ces mamelons ont des origines diverses et sont formés, soit par des épaississements de l'épiderme tout entier, soit par des rides de la couche cornée. Le *derme* ne présente pas de modifications bien importantes. Cependant chez beaucoup d'Anoures, s'organisent définitivement des papilles, tout à fait comparables à celles des Vertébrés supérieurs.

GLANDES CUTANÉES DES BATRACIENS. — Le tissu glandulaire se développe chez les Batraciens adultes d'une façon très supérieure à ce que nous avons vu chez les Poissons. Il se forme aux dépens

(1) LEYDIG. *Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien.* A.M.A, B. XII, 1876. — PFITZNER. *Die Epidermis der Amphibien.* M. J., B. VI, 1880.

(2) PFITZNER. *Leydig'schen Schleimdrüsen in der Epidermis der Larve von Salamandra maculosa.* Kiel, 1879.

de l'épiderme des glandes assez volumineuses (fig. 453, *gl*), qui repoussent le derme devant elles et sont logées dans l'épaisseur de celui-ci. Les plus nombreuses ont la forme d'une petite outre, s'ouvrant à l'extérieur et tapissée sur toute sa paroi de cellules glandulaires. Les produits sécrétés s'échappent dans la cavité de l'outre et de là s'écoulent à l'extérieur. Ces glandes sont répandues partout, mais les plus volumineuses se trouvent sur la tête et sur les flancs (1). En particulier deux groupes très considérables, connus sous le nom de *parotides*, mais sans rien de commun avec les glandes salivaires, s'ouvrent sur la nuque et se rencontrent

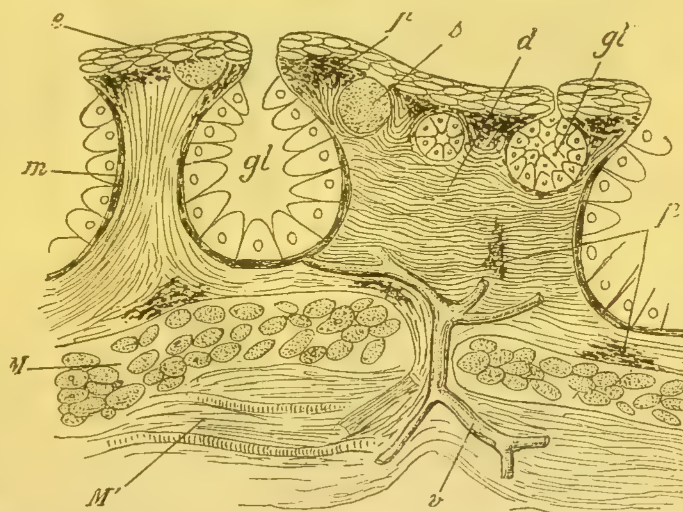


Fig. 453. — Coupe de la peau de *Salamandra maculosa* : *e*, épiderme ; *gl*, glandes cutanées, plongées dans le derme ; *s*, cavité glandulaire, remplie de liquide sécrété ; *p*, cellules pigmentaires ; *m*, revêtement musculaire en connexion avec la membrane basilaire de l'épithélium glandulaire ; *v*, vaisseau ; M, M', fibres musculaires sous-cutanées (Wiedersheim).

chez quelques Urodèles (*Salamandra*) et de nombreux Anoures (*Alytidés*, *Bufonidés*, *Rhinophrynidés*, *Phyllomédusidés*). D'autres glandes en tube sont très développées sur la tête et surtout sur les extrémités des membres, chez les Anoures et les Urodèles.

Le liquide sécrété par ces glandes n'est plus un simple mucus, mais un liquide spécial, blanc comme du lait, visqueux, et essentiellement vénéneux. Une injection de ce liquide tue rapidement un chien, par des accidents variables. En même temps, ce liquide, riche en matières grasses, empêche la dessiccation de la peau, dont la fonction respiratoire ne pourrait s'exercer si elle n'était constamment humide (Wiedersheim).

Cellules pigmentaires. — D'autres cellules cutanées se trans-

(1) Wiedersheim. Z. W. Z, B. XXVII, 1876.

forment en *cellules pigmentaires* (fig. 453, *p*) ; il en existe dans l'épiderme, mais surtout dans l'épaisseur du derme. Soumises à l'action des nerfs, elles sont capables de contraction, qui peuvent entraîner des changements de couleur (1).

C. Vertébrés allantoïdiens. — A partir des Reptiles, la peau présente constamment la constitution dont nous avons donné le schéma général.

Le derme (fig. 454, *D*) présente toujours des *papilles*. Dans les unes se trouvent des anses vasculaires, dans les autres des ter-

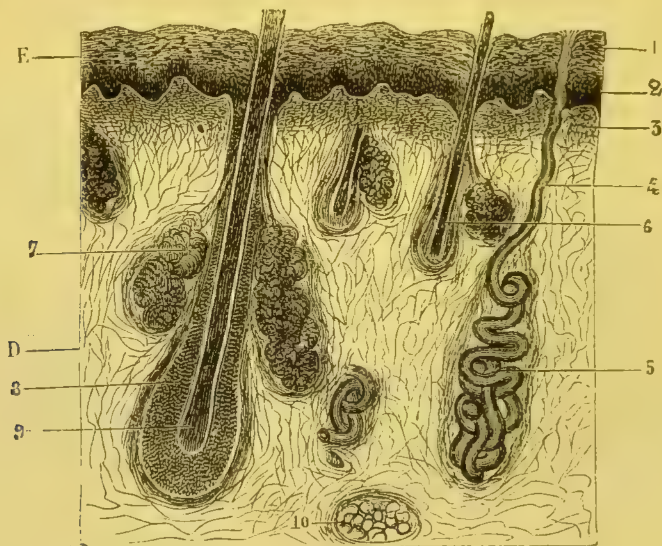


Fig. 454. — Coupe du tégument de l'aile du naseau d'un Cheval. — E, épiderme ; D, derme ; 1, couche cornée ; 2, couche de Malpighi ; 3, couche papillaire du derme ; 4, 5, glande sudoripare et son glomérule ; 6, follicule pileux ; 7, glande sébacée ; 8, couche interne du follicule ; 9, bulbe du poil ; 10, peloton adipeux (Chauveau).

minaisons nerveuses. Ce sont également des papilles dermiques qui sont le point de départ des phanères cutanés.

Les intervalles de ces papilles sont comblés par l'épiderme, qui s'élève toujours avec de nombreuses couches au-dessus du derme. Les cellules superficielles (*1*) sont mortes et cornées, elles s'exfolient périodiquement, soit par portions très petites, soit par plaques plus ou moins larges. Elles sont remplacées par les cellules superficielles de la couche de Malpighi (*2*), qui meurent, se cornifient et se dessèchent, tandis que des cellules de nouvelle formation se produisent constamment dans les parties profondes, contre le derme. Ces remplacements successifs portent le nom de *mues*.

(1) Lister. Ph. Tr., 1858. — Ehrmann. SB. Akad. Wien, B. XXXIV, 1882.

Chez les Serpents, et chez quelques Lacertiliens, le revêtement corné se détache tout d'une pièce. Chez le Crotale, le revêtement corné de l'extrémité caudale se détache de l'épiderme, mais ne tombe pas ; il se dessèche et reste fixé à la queue sous forme d'anneau. A chaque mue, s'en ajoute un nouveau (fig. 455) ; cet ensemble constitue un appareil stridulant, que l'animal fait vibrer par les mouvements de sa queue.

Cellules pigmentaires. — Dans les trois classes de Vertébrés Allantoïdiens, le tégument ne varie que par les dépendances pigmentaires et glandulaires qu'on y rencontre.

Chez les Reptiles, le pigment n'existe pas dans l'épiderme, mais dans le derme où se développent des chromatophores contractiles, produisant des changements de couleur bien connus dans le Caméléon, mais observés aussi chez des Serpents et même chez le Lézard.

Chez les Mammifères au contraire, les cellules pigmentaires, lorsqu'elles existent, sont surtout développées dans la couche de Malpighi, particulièrement au contact du derme.

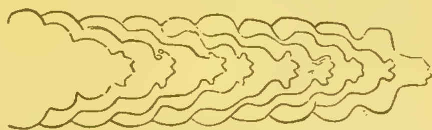


Fig. 455. — Coupe longitudinale de l'appareil stridulant du *Crotalus horridus*, montrant les anneaux cornés successifs emboîtés les uns dans les autres.

La *partie glandulaire de l'épithélium* est très réduite chez les *Reptiles* et les *Oiseaux*. Ce fait est corrélatif du développement de la partie cornée dans les premiers, de la présence des plumes dans les seconds. Souvent il n'existe aucune glande, et, lorsqu'il s'en trouve, elles sont très localisées. Telles sont les glandes anales de l'*Hatteria*, les glandes préanales des *Amphisbænes*, et les nombreuses glandes disposées en rangées au côté interne de la cuisse des Lézards. Leur nombre et leur disposition sont employés dans la systématique. Telles sont encore, chez les Crocodiles, les glandes à musc de l'anus et de la mâchoire inférieure. Le rôle de ces glandes est tout à fait inconnu.

Il en est de même de la *glande uropygienne* (1), la seule glande cutanée des *Oiseaux*; elle s'ouvre près de la queue par un ou plusieurs canaux (6 chez le Pélican), et peut-être sert, grâce au liquide graisseux qu'elle sécrète, à lubréfier les plumes ; elle est en effet développée surtout chez les Oiseaux aquatiques (*Tubinares*, *Stéganopodes*), elle manque chez les Autruches, les Outardes, les Perroquets.

Glandes cutanées des mammifères. — Le tégument des *Mammi-*

(1) Kossmann. Z.W.Z., B. XXI, 1870-71.

fères est remarquable par son grand développement, et par l'abondance de ses formations glandulaires. Chez les Cétacés, par exemple, l'épiderme peut atteindre 5 millimètres, et le derme 15 centimètres d'épaisseur. Quant aux glandes, les principales sont les *glandes sébacées* attachées aux poils, et les *glandes sudoripares.*

Ces dernières ne manquent que dans quelques types, comme les Cétacés, qui sont surtout aquatiques. Elles sont répandues sur tout le corps, sauf sur le prépuce et le pavillon de l'oreille. Ce sont des productions épidermiques; elles constituent des glandes en tube qui s'enfoncent profondément dans le derme. La partie extérieure du tube est droite ou légèrement ondulée en spirale et s'enfonce normalement à la surface de la peau. Arrivé à une certaine profondeur, le tube se pelotonne, et forme un glomérule (fig. 454,*5*) entouré de vaisseaux et de nerfs.

Les cellules glandulaires fonctionnent comme dans les glandes mérocrines ; elles laissent échapper la sueur à certains moments, mais continuent à fonctionner, sans se détruire après chaque acte sécrétoire.

La *sueur* est un liquide formé d'eau, tenant en suspension des matières d'élimination, notamment des acides gras, des graisses, de l'urée. Elle joue donc un rôle d'excrétion, mais de plus elle est chargée, en s'évaporant, de rafraîchir la peau, et contribue pour une grande part à maintenir constante la température du corps.

Toute autre est la structure des *glandes sébacées* (fig. 454, *7*). Elles sont attachées spécialement aux poils et sont chargées de sécréter une substance grasse destinée à les lubréfier. Elles sont, comme les glandes sudoripares, plongées dans le derme.

Mais ce sont des glandes en grappe, présentant des *acini* distincts, chacun muni d'un canal excréteur. Ces canaux se réunissent entre eux et débouchent contre la racine du poil.

La sécrétion se fait ici par fonte de cellules. C'est dire qu'on trouve, au-dessous des grosses cellules en fonction, d'autres cellules jeunes, appelées à les remplacer après leur chute.

Bien que les glandes sébacées soient spécialement destinées aux poils, ces derniers peuvent disparaître sans qu'il en soit forcément de même des glandes.

On en trouve par exemple sur le mufle du bœuf, à la face interne de la lèvre inférieure et du prépuce. Elles peuvent se modifier dans ce cas, et s'adapter alors à des rôles spéciaux. C'est le cas des *glandes de Meibomius*, des *glandes du musc*, des *larmiers* des cerfs, etc.

GLANDES MAMMAIRES (1). — La plus importante de ces modifications donne naissance aux *glandes mammaires*.

Ces glandes, caractéristiques des Mammifères, sont toujours placées à la face ventrale du corps. Elles sont rudimentaires chez le mâle, très développées au contraire chez la femelle, surtout après la parturition. Elles sont en effet chargées de sécréter le lait, qui constitue la nourriture unique des jeunes Mammifères, pendant les premiers temps de leur vie.

Chacune de ces glandes est formée par un ensemble de tubes servant de débouché à autant de glandes en grappe. Ces tubes se réunissent entre eux (Ongulés et Cétacés), ou débouchent séparément au dehors (5-10 chez les Carnivores, 15-20 chez l'Homme). Cet appareil glandulaire est protégé par une forte masse de tissu adipeux et l'ensemble forme une loupe saillante à la surface de la région ventrale, et constituant la mamelle. Les *conduits galactophores* débouchent au milieu de la mamelle, au sommet d'une éminence papillaire, le *mamelon*, souvent développée seulement pendant la lactation. C'est cette région qui, introduite dans la bouche des jeunes, sert seule à la succion.

Chez les *Monotrèmes* seuls, le mamelon n'existe pas. Le lait coule le long des touffes de poils, et les petits lèchent simplement celles-ci. Il n'y a donc pas allaitement véritable.

Du reste ces animaux, au point de vue de l'appareil mammaire, sont conformés d'une façon notablement différente de ce que nous venons d'exposer. Les glandes mammaires de l'Ornithorhynque sont des glandes sudoripares modifiées. Chez l'Echidné, les deux sortes de glandes coexistent ; cela devait se passer ainsi chez les premiers Mammifères et ce n'est que plus tard que les glandes sébacées seules ont conservé la fonction spéciale.

Les mamelles sont toujours placées symétriquement; leur nombre, qui est en rapport avec le nombre des jeunes d'une même portée, varie de 2 à 22 (*Tanrec*).

Elles sont placées le plus souvent dans la région inguinale, mais parfois aussi deviennent pectorales (Proboscidiens, Siréni-des, Cheiroptères, Primates).

Chez les *Cétacés*, les mamelons sont logés dans une gouttière longitudinale, placée dans la région de l'orifice génital ; chez les *Marsupiaux*, elles sont localisées dans un cercle de la région ventrale. Au devant d'elles, s'étend un repli de la peau, partant de la région postérieure ; elles se trouvent ainsi logées dans une poche

(1) GEGENBAUR. *Zur genauern Kenntniss der Zitzen der Säugethiere*, M.J., t. I, 1876. — KLAATSCH. *Zur Morphologie der Säugethierzitzen*, M. J., B. IX, 1883.

où les petits passent les premiers jours de leur vie. La même chose se passe chez les *Monotrèmes*.

§ 2. — *Productions épidermiques.*

Toute production épidermique a pour origine une prolifération excessive des cellules de l'épiderme en un point ou sur une région donnée. Une papille vasculaire dermique, dans le premier cas, un groupe de semblables papilles, dans le second, se développe au-dessous de l'épiderme, et, par l'apport plus considérable d'éléments nutritifs, permet un développement plus grand des couches épithéliales. Ce processus aboutit en définitive à la formation d'organes durs, plus ou moins saillants à la surface de la peau, et exclusivement formés de cellules épithéliales cornées.

Ces productions n'existent qu'exceptionnellement chez les Poissons et les Batraciens (dents cornées des Cyclostomes, griffes des *Dactylethra*). C'est donc surtout chez les Vertébrés aériens que nous avons à les étudier.

Considérées simultanément dans les divers groupes, on peut les ramener à un petit nombre de types, que nous étudierons dans l'ordre de complication croissante.

Le type le plus simple est constitué par une papille dermique trop proéminente pour être cachée par l'épiderme sus-jacent. Il se produit dès lors une saillie recouverte d'un épiderme, qui peut, ou bien garder à peu près la consistance habituelle, ou bien acquérir une dureté plus ou moins grande.

Ces organes se retrouvent dans les types les plus divers et dans les régions du corps les plus variables. On peut faire entrer dans cette catégorie les *écailles imbriquées* qui recouvrent le corps de la plupart des Reptiles, celles qui se développent sur les pattes des Oiseaux, etc.

Fréquemment, de pareilles productions se développent dans le voisinage ou sur les parois mêmes de la cavité buccale, et remplacent les dents, dont elles diffèrent par leur structure exclusivement épidermique. On peut, avec Milne-Edwards, les appeler des *odontoïdes*.

Telles sont les papilles coniques, souvent dures et cornées, de la langue et du palais des Carnivores et des Ruminants, les lamelles marginales du bec du Canard, les dents coniques de la Lamproie, etc.

Ce sont également des odontoïdes et non des dents qui se développent dans les mandibules des embryons de Perroquets. Ces organes, plutôt comparables aux lamelles du bec du Canard, avaient été assimilés par Geoffroy

Saint-Hilaire à de véritables dents, et regardés depuis comme le rappel d'une disposition ancestrale. Les recherches récentes de Braun, Fraisse, Gadow, ont montré que, si les ancêtres des Oiseaux avaient de véritables dents, les germes reconnus chez les Perroquets ne pouvaient en aucune façon être considérés comme les représentant.

Dans certains cas, l'épaississement de l'épiderme, au lieu de se localiser, s'étend à une portion plus ou moins étendue de la peau; il se constitue alors une plaque cornée unie et continue. Ainsi sont formées les *callosités* des Singes, le *bec* de l'Ornithorhynque, des Oiseaux et des Tortues (voir le chapitre relatif à l'*appareil digestif*), les *plaques* d'écaille qui recouvrent la carapace des Tortues (voir le paragraphe relatif à l'exosquelette), etc.

Fanons et organes analogues. — L'étude des *fanons* des Baleines nous présente un second type de productions épidermiques. Tous les *Mysticètes* sont dépourvus de dents à l'état adulte. A leur place, sont développées de larges et longues lames cornées, ayant la forme d'un triangle très allongé, dont le sommet est libre et qui s'insèrent par leur base sur la mâchoire supérieure et la voûte palatine. Elles y sont disposées sur deux rangées parallèles, et descendent vers la mâchoire inférieure comme des dents de peigne. A leur bord interne, elles sont déchiquetées, et se terminent par des filaments durs et raides, qui s'entre-croisent comme des filaments de crin.

Cet ensemble forme un filtre, qui permet à l'eau avalée par l'animal de s'échapper, mais retient les petits animaux (Méduses, Crustacés, Mollusques) qui ont été capturés en même temps, pour servir à la nutrition du Cétacé.

Par la macération, on constate que le fanon tout entier est formé de cellules épidermiques cornées. Mais, sur une coupe transversale, il est facile de voir que cet organe est formé d'une multitude de tubes parallèles, placés longitudinalement et serrés les uns contre les autres; ils sont entourés par une masse cornée compacte, surtout développée à la périphérie du fanon. Celle-ci manque au bord interne, et ce sont les extrémités libres des tubes qui forment les franges et le chevelu qu'on y remarque.

L'origine de ces fanons ne diffère pas essentiellement de ce que nous avons décrit jusqu'ici. A chacun d'eux correspond un pli saillant du derme, le *germe du fanon*. Celui-ci porte à son sommet une multitude de papilles filiformes d'une grande longueur (elles atteignent la moitié de la longueur du fanon), et chacune d'elles correspond à un tube corné. Le fanon n'est que le résultat de la transformation des couches superficielles de l'épiderme en substance cornée. Les tubes sont formés par les papilles filiformes, le reste par l'épithélium même du germe.

Parmi les formations semblables que présentent les Verté-

brés, il faut citer la *corne nasale* du *Rhinocéros*, qui ne diffère du fanon, que parce que la substance intertubulaire persiste jusqu'à l'extrémité des tubes, qui n'est par suite jamais libre.

SABOTS, ONGLES, GRIFFES. — Cette catégorie de phanères nous amène à une catégorie analogue, dans lesquelles la structure et le mode de formation sont identiques. Ce sont les *ongles*, les *griffes* et les *sabots*, sans doute aussi les écailles des Pangolins, de la queue du Castor, etc. La seule différence avec les organes précédents réside en ce que l'organe pousse parallèlement à la surface du corps, et se soude intimement, au moins sur une por-

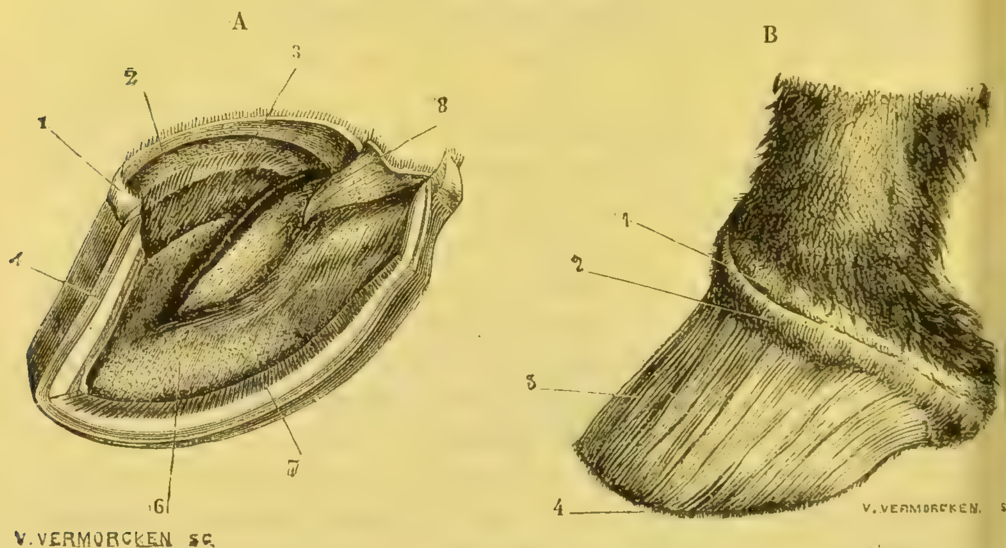


Fig. 456. — A. Sabot du Cheval, dont la moitié de la paroi a été enlevée : 1, 2, place du bourrelet ; 3, surface d'attache de la paroi à la phalangette, avec ses feuillets ; 4, coupe de la paroi ; 6, sole ; 7, union de la sole avec la paroi ; 8, fourchette de la sole (CHAUVEAU).
B. L'extrémité du doigt du Cheval, débarrassée de la corne : 1, 2, bourrelet kératogène ; 3, feuillets de la zone d'attache de la paroi ; 4, papilles de la sole (CHAUVEAU).

tion de sa surface, avec la couche cornée de l'épiderme de la partie qu'il recouvre ainsi.

Étudions, comme exemple, le *sabot* du cheval. Cet organe, qui entoure la troisième phalange du doigt unique (fig. 456 A), peut se diviser en deux parties : une *sole* compliquée, reposant sur le sol (*6*), et une *paroi* ou *muraille* (*4*), attachée à la première et en forme de cylindre. Ces deux parties naissent indépendamment l'une de l'autre ; la paroi doit son origine à un repli dermique recouvert d'épiderme qui forme un *bourrelet* circulaire à la partie supérieure du sabot (fig. 456 B, *1*). La sole a pour point de départ une membrane ayant la structure du *bourrelet* et occupant toute la face plantaire (*4*).

Le fonctionnement de ces deux centres est le même ; il suffit d'étudier celui du bourrelet. Il est recouvert de longues villosités, de 5 à 6 millimètres de longueur, formant, quand elles sont mises à nu, « une sorte de gazon touffu ». C'est la couche cornée de l'épiderme recouvrant toutes ces parties, qui constitue le sabot. On y distingue, comme dans les fanons, des tubes pro-

duits par les papilles (fig. 457 A, *2*) et une substance intertubulaire formée par le reste du bourrelet, et unissant les tubes (*1*). Si on étudie la disposition des éléments cornés, restes des cellules épithéliales, on voit facilement qu'elle est en rapport avec la double origine que nous venons d'indiquer. Ce sont des lamelles aplaties. Mais autour des tubes elles sont placées parallèlement à l'axe, et en couches concentriques ; elles sont au contraire disposées horizontalement dans la substance intertubulaire, c'est-à-dire, dans les deux cas, parallèlement à la surface formatrice.

D'après la direction même des villosités, il est facile de voir que la paroi s'accroît de haut en bas, et s'allonge constamment, tandis que la sole ne peut que s'épaissir.

Dans son allongement, la paroi arrive peu à peu à recouvrir toute la troisième phalange. En même temps, elle se soude à l'épiderme qui existait

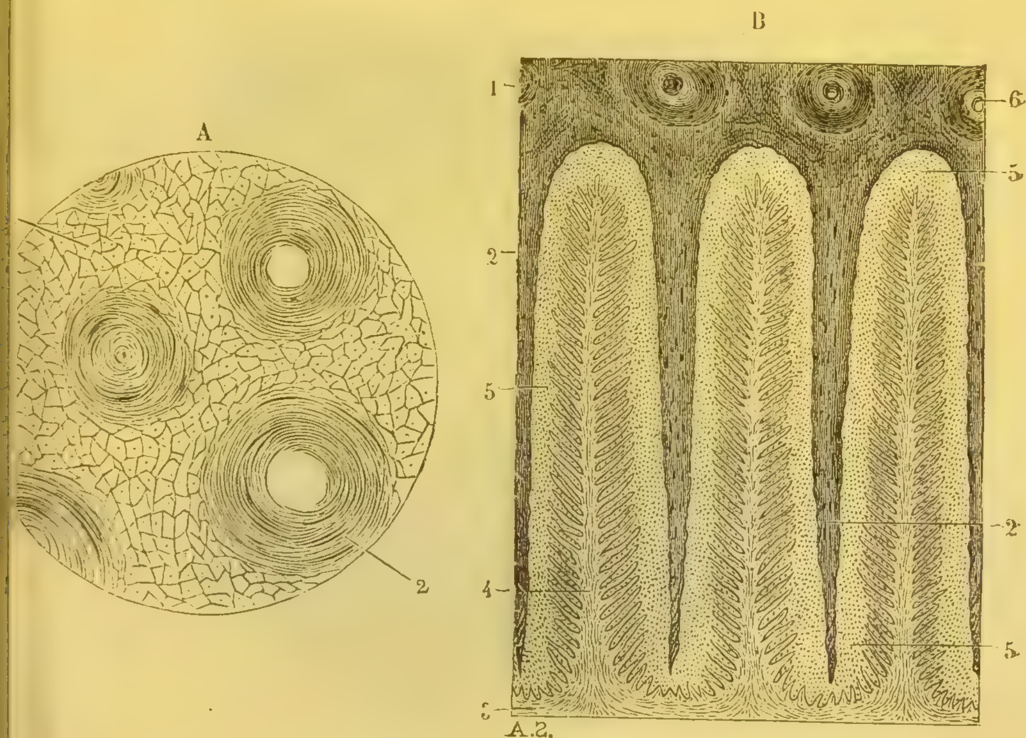


Fig. 457. — A. Coupe transversale de la paroi du sabot de Cheval, traitée par la potasse, montrant le mode de disposition des cellules épithéliales dans la paroi des tubes (*2*), et dans la substance intertubulaire (*1*).
B. Coupe transversale montrant le mode d'union de la paroi avec le tégument de la phalangette : 1, paroi ; 2, feuillet de corne ; 3, tégument sous-jacent ; 4, feuillets du tégument ; 5, cellules épidermiques du tégument ; 6, coupe des tubes de la paroi (Chauveau).

préalablement sur celle-ci. L'union se fait d'une façon intime qu'explique la figure 457 B. La surface interne de la corne, aussi bien que la surface externe du tégument qui recouvre la phalangette, présente des lamelles (*2*, *5*) qui se pénètrent mutuellement et assurent la soudure. Mais ces lamelles semblent ne concourir en rien à l'accroissement de la muraille.

Les ongles et les griffes, qui ne sont que deux variétés du même type, se développent de la même façon, mais, d'après le développement même que nous venons d'indiquer, la paroi semble être seule à correspondre à ces organes, la sole est une partie surajoutée, comparable sans doute aux callosités

qui garnissent le dessous des pattes chez les chats (1). Les ongles ne se développent qu'à partir des Reptiles. Ils n'existent presque jamais chez les Batraciens (exception : les trois doigts internes de *Dactylethra*).

C'est encore à ce genre de formation qu'il faut rapporter les cornes des Ruminants à cornes creuses (*Cavicornes*); elles ont la forme d'un étui conique, lequel vient recouvrir un cône osseux dépendant du frontal.

Poils des mammifères. — Nous arrivons enfin à des organes

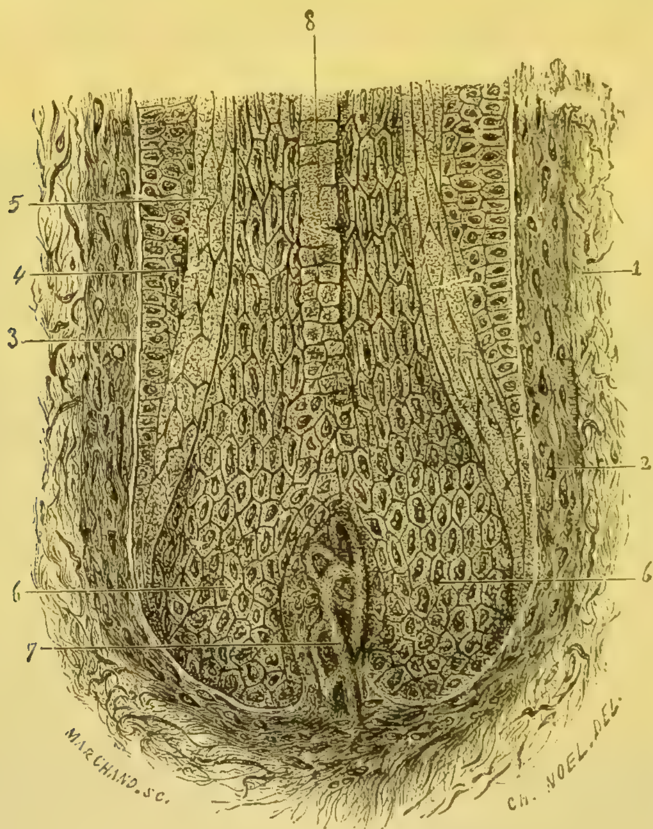


Fig. 458. — Coupe longitudinale d'un follicule pileux : 1, couche dermique externe du follicule ; 2, couche dermique interne ; 3, membrane basale ; 4, épiderme du follicule ; 5, épidermicule du poil ; 6, substance corticale ; 7, bulbe vasculaire ; 8, substance médullaire (Morel et Villemin).

dont l'importance est considérable et dont la genèse est un peu plus compliquée. Nous voulons parler des *poils* et des *plumes*, qui sont les éléments les plus caractéristiques des *Mammifères* et des *Oiseaux*, et dont l'action protectrice contre la déperdition de chaleur joue un rôle énorme dans le fonctionnement vital particulier à ces êtres.

(1) Boas. *Ein beitrag zur Morphologie der Nagel, Krallen, Hufe, und Klauen der Säugethiere*. M. J. B. IX, 1883. — Gegenbaur. *Zur Morphologie des Nagels*. M.J., B. X, 1885.

Le *poil* doit encore naissance à une papille dermique vasculaire recouverte d'épiderme. Mais cette papille, au lieu d'être superficielle, est enfoncée profondément dans les couches inférieures du derme. Le point de départ du poil est un bourgeon épidermique plein qui pénètre dans le derme. Ce bourgeon, avec le tissu dermique voisin, constitue le *follicule* du poil. Au fond de ce follicule, le derme se soulève en une saillie, pareille aux papilles cutanées, en repoussant devant lui l'épiderme dont il se recouvre comme d'une coiffe.

C'est cette saillie dermique, avec la couche épidermique qui la surmonte, qu'on appelle le *bulbe*, et qui donnera naissance au poil. La papille dermique est très vasculaire; les cellules épidermiques, abondamment nourries, vont proliférer, former une tige, qui écarte devant elle les assises épidermiques du follicule, et qui finira par faire saillie à l'extérieur, pour former la *tige* du poil. Toute la masse du poil est formée de cellules cornées et aplaties. Mais elles peuvent présenter divers caractères et permettent de définir dans le poil trois parties (fig. 458) : 1° un *épidermicule*, très mince, et formé de cellules cornées, imbriquées (*5*); 2° la *substance corticale*, épaisse, munie de granulations pigmentaires, qui disparaissent ou sont masquées par des bulles d'air dans les poils vieux et devenus blancs (*6*); 3° la *substance médullaire*, occupant un canal central, et formée de cellules polyédriques (*8*).

Au poil sont adaptés (fig. 454) :

1° *Deux glandes sébacées* (*7*), qui débouchent entre le bulbe et le follicule, et qui ont déjà été décrites;

2° Un *muscle lisse*, qui s'attache d'une part au fond du follicule, d'autre part à la surface du derme. En se contractant, le poil est redressé et poussé partiellement au dehors. C'est le phénomène connu vulgairement sous le nom de *chair de poule*.

Les poils sont presque constamment présents chez les Mammifères. Les *Sirénides*, l'*Hippopotame*, l'*Éléphant* en sont seuls à peu près complètement dépourvus. Les *Cétacés* n'en possèdent qu'à la lèvre supérieure, quelquefois même seulement chez le fœtus. A part ces exceptions, ils existent partout. Ils peuvent être toutefois remplacés en tout ou en partie par d'autres productions épidermiques (Tatou, Pangolin, Hérisson, Porc-Épic, Échidné, callosités des Singes, etc.).

Leurs variétés sont en nombre infini, mais elles sont purement superficielles (jarres, duvet, vibrisses, cils, crinière, laine, etc., etc.). Sans nous arrêter à les définir, il faut indiquer que, à quelques exceptions près (cheval, etc.), la fourrure

se compose de deux sortes de poils : la laine et les poils proprement dits; ces derniers plus longs, plus forts, moins nombreux, les autres constituant un revêtement particulièrement efficace contre la déperdition de chaleur.

Plumes des oiseaux. — Les plumes sont aussi caractéristiques des *Oiseaux* que les poils le sont des Mammifères. Elles existent déjà chez l'*Archæopteryx*, encore assez éloigné du type définitif.

La plume, comme le poil, possède comme partie vivante un *bulbe*, profondément enfoncé dans le derme, et lui-même contenu dans un *follicule* (fig. 459, A). Mais la formation de cet organe se fait d'une façon un peu autre que pour le poil. Il se forme d'abord une papille dermique proéminente, et ce n'est que plus tard qu'elle s'enfonce dans le derme. A l'inverse du poil, le bulbe se produit avant le follicule. Le résultat final est d'ailleurs identique.

D'après les travaux de Studer (1), il se forme d'abord un duvet provisoire. Après la constitution de la papille, telle que nous venons de l'exposer, celle-ci a une forme allongée, et se termine en pointe. Bientôt les cellules de la couche de Malpighi prolifèrent, mais au lieu de rester juxtaposées, leur ensemble se divise en un certain nombre de filaments isolés (B, C). Chacun d'eux pousse indépendamment, et devient une barbe de plume. Les barbes sont longtemps enfermées dans la couche cornée primitive. Lorsque celle-ci s'est résorbée, les barbes deviennent libres, et la plume apparaît comme un petit pinceau de poils (fig. 459 D).

Cette plume primitive, qu'on trouve toujours sur l'Oiseau au moment de l'éclosion, peut dans certains cas persister. Mais en général se développe à côté une plume définitive qui la remplace. Cette plume naît de la même manière que la première, et aux dépens d'une papille qui n'est qu'une colonie de la papille primitive (B, f_1). Elle est d'abord identique à la plume primitive. Mais bientôt, l'une des barbes prend un développement considérable, s'épaissit et constitue l'*axe* de la plume, tandis que les autres barbes, qui semblent désormais s'insérer sur cet axe, formeront les *barbes* de la plume.

A son complet développement, l'axe de la plume se compose de deux parties : à la base, un tube creux, le *calamus*, et, dans la région des barbes, une partie pleine, le *rachis*. La cavité du calamus était primitivement remplie par la papille dermique, mais, dans la suite, cette papille tend à s'atrophier et abandonne peu à peu le tube.

Les barbes de la plume, constituées comme le rachis, portent comme lui des barbes secondaires, les *barbules*.

Suivant les caractères de leurs parties constituantes, on peut distinguer trois sortes de plumes :

1° Les *pennes* à axe rigide, et à barbules munies de crochets, qui s'attachent aux barbules de la barbe voisine (fig. 460), de sorte que les barbes restent un peu adhérentes les unes aux autres.

(1) Studer. *Beiträge zur Entwickelung der Feder*. Z.W.Z, B. XXX, 1878.

Ce sont elles qui sont seules visibles extérieurement, et donnent à chaque oiseau sa couleur et son aspect particulier;

2° Les *plumes* proprement dites, à axe flexible, et à barbules

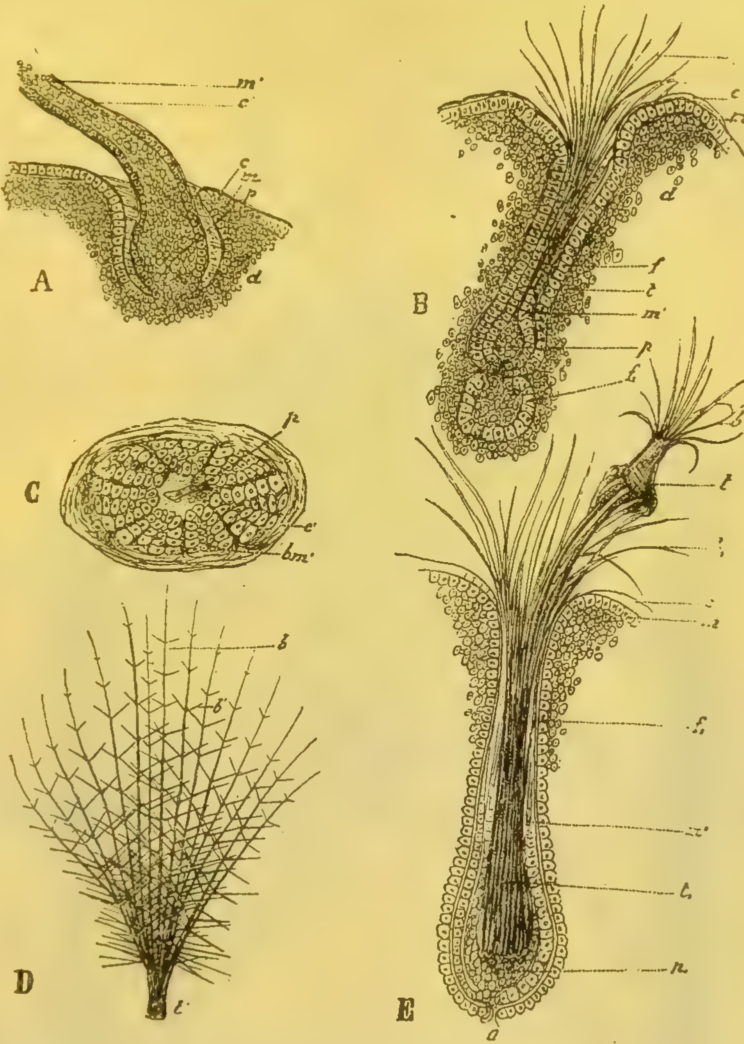


Fig. 459. — Développement des plumes d'un Pingouin, *Eudyptes Chrysocoma*. A. Plume embryonnaire et sa papille : *d*, derme ; *p*, papille ; *m*, couche de Malpighi ; *c*, couche cornée ; *m'* et *c'*, dépendances de ces deux couches sur la plume. — B. Plume plus avancée ; au-dessous du follicule, *f*, se trouve le rudiment f_1 de la plume définitive ; la plume embryonnaire s'est divisée en barbes *b*. — C. Coupe transversale de B : au centre, la papille *p* ; la couche de Malpighi s'est divisée pour former les barbes ; *c*, couche cornée. — D, plume embryonnaire : *t*, tige ; *b*, barbes ; *b'*, barbules. — E. Développement de la plume définitive, emportant la plume embryonnaire *t*, *b*, au bout d'une de ses barbes : *p*, papille restant en relation par l'ouverture *o*, avec le derme *d* ; f_1, follicule de la plume définitive ; t_1, b_1, tige et barbes de cette plume (Studer).

molles, laissant les barbes presque libres entre elles. Elles sont très nombreuses, et cachées par les précédentes. Le *duvet*, dont

les barbes sont absolument libres, plus ou moins espacées, et munies de barbules longues et molles, rentre dans cette catégorie;

3° Les *plumes filiformes*, pareilles à des poils, grâce à la régres-

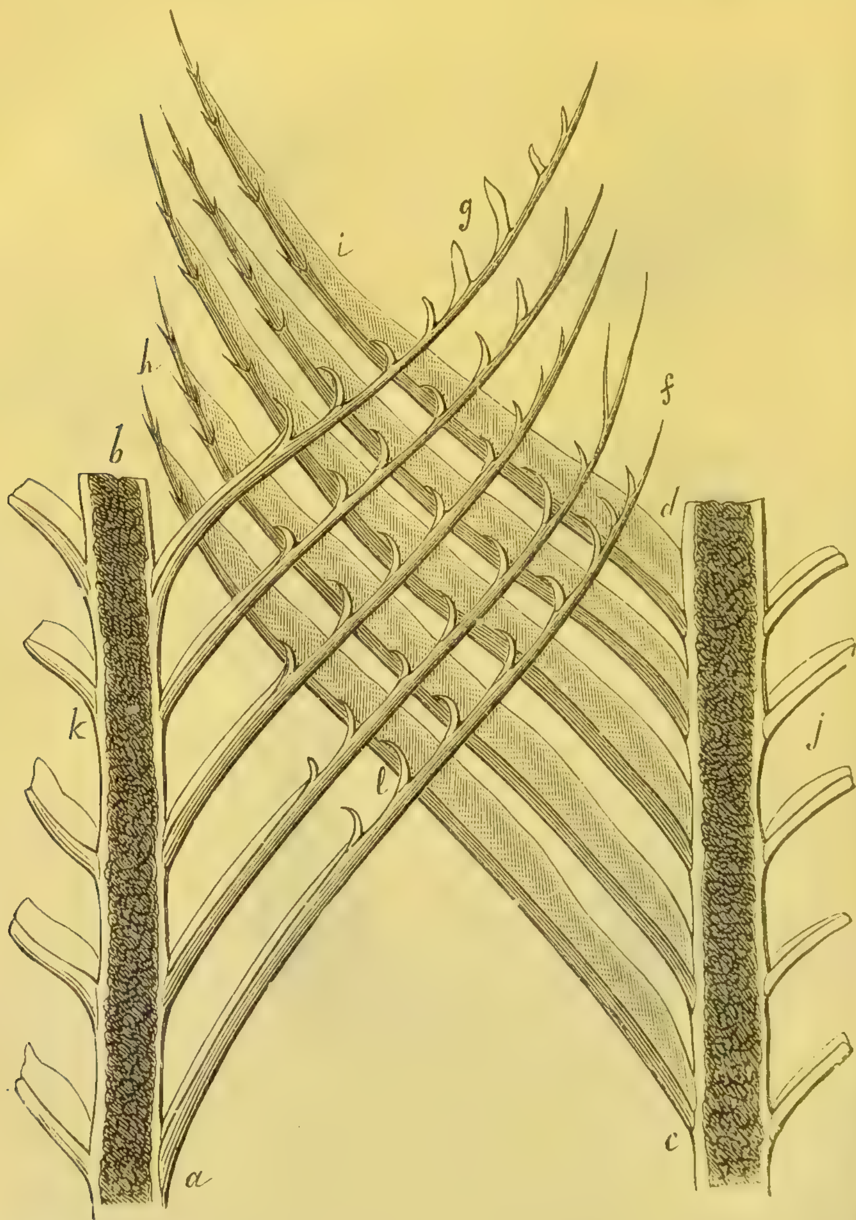


Fig. 460. — Fragment d'une penne d'une poule faisane. — Deux barbes *ab*, *cd*, sont représentées; les barbules du côté supérieur sont des tiges *f*, munies de crochets *g*; elles viennent engréner les barbules inférieures de la barbe supérieure, qui ont la forme de lames *k*, avec un rebord marginal *l*; grossissement : 400 (Ch. Robin).

sion plus ou moins complète des barbules; il en existe toujours dans le voisinage du bec et des yeux, qui sont absolument réduites à leur axe; ce sont les *vibrisses*.

Les premières sont de beaucoup les plus importantes. Celles qui couvrent le corps sont les *tectrices*. Celles de l'aile et de la queue sont beaucoup plus grandes; ce sont elles qui constituent les organes essentiels du vol. Les premières sont les *rémiges* (fig. 461), que, d'après leur insertion, on peut diviser en trois groupes : les *rémiges primaires*, dont le nombre ne dépasse pas dix, attachées à la main (*2*); les *rémiges secondaires* (*3*), qui s'attachent à l'avant-bras, et les *rémiges tertiaires*, bien moins développées, fixées au bras. Cet ensemble forme un éventail qui

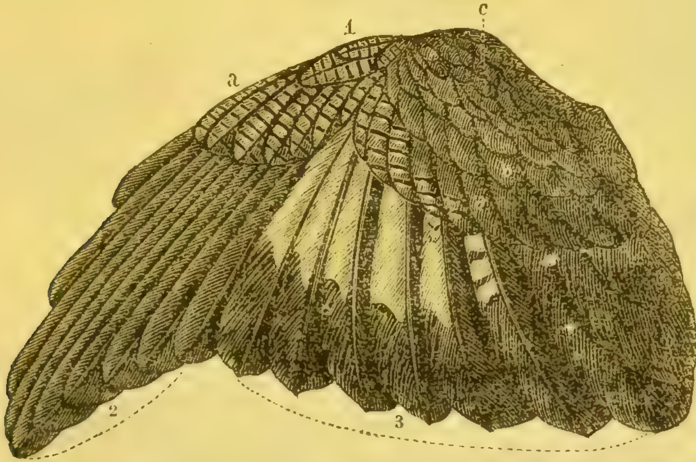


Fig. 461. — Pennes de l'aile du Geai : 1, pennes du pouce (rémiges bâtardes) ; 2, rémiges primaires (main); 3, rémiges secondaires et tertiaires (bras et avant-bras) ; *a*, grandes couvertures de l'aile ; *b*, couvertures moyennes ; *c*, petites couvertures.

frappe l'air et produit le vol. Les plumes supérieures de l'aile, imbriquées, les *couvertures*, se confondent avec les tectrices. Dans certains types (Coureurs, Pingouin), les rémiges ne se développent pas. L'oiseau ne peut pas voler. Mais les membres antérieurs peuvent aider encore à la lomocotion, soit en battant l'air comme chez l'Autruche, soit en servant de rames (Pingouin, Manchot, etc.). Les plumes de la queue sont les *rectrices*, qui sont chargées, entre autres fonctions, de diriger le vol.

Toutes ces plumes sont disposées dans un ordre bien déterminé (1). Les tectrices sont disposées en rangées, les *pterylæ*, et les parties de peau intermédiaires, les *apteria*, ne sont couvertes que de duvet. Leur disposition varie avec les groupes et a été employée pour la classification.

Il semble que les piquants de l'Échidné, du Porc-Épic, du Hérisson doivent être rangés, au point de vue de leur mode de développement, à côté des plumes des Oiseaux.

(1) C. L. Nitzsch. *System der Pterylographie*. Halle, 1840.

§ 3. — *Exosquelette.*

Dans les organes étudiés jusqu'ici, le derme joue un rôle nutritif, par les vaisseaux qui pénètrent la papille; mais les éléments de l'épiderme seuls prolifèrent et entrent dans la constitution de l'organe produit.

Dans les formations exosquelettiques, c'est le derme qui produit l'organe protecteur, avec ou sans le concours de l'épiderme.

EXOSQUELETTE DES POISSONS. — Chez les Poissons, nous n'avons pas eu à décrire de phanères épidermiques.

Par contre, l'exosquelette est à peu près constamment repré-

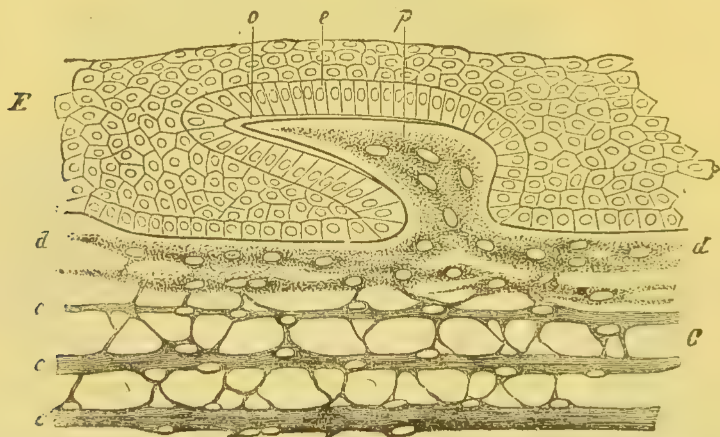


Fig. 462. — Coupe verticale de la peau d'un embryon de Requin, montrant une écaille placoïde en voie de développement. — E, épiderme ; C, couches profondes du derme ; *d*, couche superficielle du derme ; *p*, papille du derme ; *e*, couche profonde de l'épiderme ; *o*, couche d'émail.

senté. C'est lui qui forme les *écailles* et aussi les os dermiques de la carapace de quelques Poissons.

Les Cyclostomes n'ont pas d'écailles ; on n'en rencontre pas non plus dans d'autres types isolés, où leur absence est due sans doute à une régression.

On peut distinguer trois types essentiels d'écailles, qu'Agassiz le premier a mis en évidence. Il y avait attaché une importance systématique, dont la valeur, quoique moins grande qu'il ne l'avait crue, n'est pas moins certaine.

1° ÉCAILLES PLACOIDES. — Le type le plus primitif est celui des *écailles placoïdes*, qu'on trouve chez les Sélaciens. La peau de ces Poissons est remplie d'une foule d'ossicules qui la rendent rugueuse et chagrinée. Certains d'entre eux sont plus volumineux, et deviennent des plaques surmontées d'un aiguillon qui en fait de véritables armes défensives.

Le développement de ces ossicules, comme leur structure, montre qu'ils sont morphologiquement identiques aux dents, dont la position seule les distingue.

Une papille dermique (fig. 462) pénètre dans l'épaisseur de l'épiderme, qui l'enveloppe comme une coiffe. Son tissu se calcifie peu à peu, à partir de la périphérie, en donnant de l'ivoire (dentine) ou du tissu osseux véritable. Le centre reste longtemps occupé par du tissu conjonctif, qui forme une pulpe vivante, envoyant de nombreux prolongements à travers l'enveloppe calcifiée (fig. 463, *6*). Cet ossicule, jusqu'ici purement dermique, est immédiatement recouvert par la membrane basilaire de l'épithélium épidermique. C'est cette membrane qui s'épaissit considérablement, se calcifie et forme en définitive un revêtement continu d'*émail* anhiste, presque exclusivement formé de sels calcaires, notamment de phosphate (90 p. 100). L'examen en lumière polarisée montre cette cuticule formée de prismes accolés les uns aux autres, comme dans l'émail dentaire.

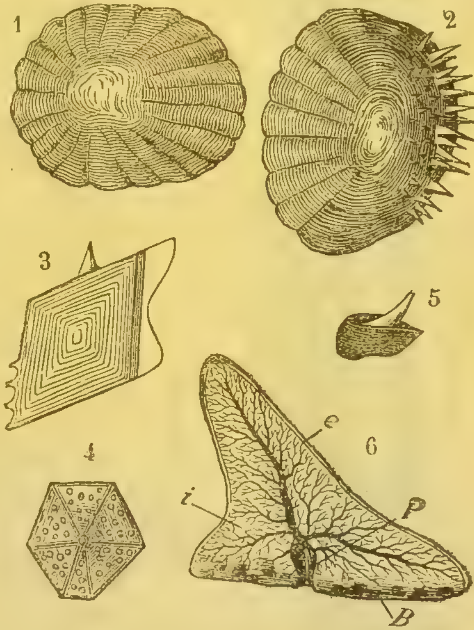


Fig. 463. — Écailles des Poissons : 1, écaille cycloïde ; 2, écaille cténoïde ; 3, écaille ganoïde ; 4, écaille placoïde ; 5, boucle de raie ; 6, coupe d'une écaille placoïde : B, partie basilaire ; *p*, papille ; *i*, ivoire, parcouru par des prolongements de la pulpe (vaso-dentine) ; *e*, émail.

2° Écailles ganoides (fig. 463, *3*.). — Le développement des écailles des Ganoïdes se fait d'une façon tout à fait semblable, mais l'*écaille ganoïde* développée est notablement différente.

Elle est dépourvue de pulpe ; sa forme est en général rhombique ; elle est enfoncée dans le derme par une de ses extrémités, libre par l'autre, et est reliée à ses voisines par des prolongements, au nombre de un à trois, qui vont s'articuler dans des cavités correspondantes des écailles juxtaposées. La portion dermique de l'écaille est tantôt nettement osseuse, avec des ostéoblastes et des canaux de Havers, tantôt formée d'ivoire, que parcourent de fines trabécules dépendant des odontoblastes formateurs. Mais ce qui caractérise surtout l'écaille ganoïde, c'est

sa couche épaisse d'émail, qui donne au tégument un éclat tout particulier.

Ce genre d'écailles est spécial aux Ganoïdes, notamment aux *Polyptéridés* et aux *Lepidostéidés*. Chez les *Acipenséridés*, les écailles n'existent pas sur la plus grande partie du corps; mais on trouve cinq rangées de larges plaques carénées, ayant la même structure (fig. 464). Les *Spatulaires* ont le corps nu, ou parsemé de petits ossicules étoilés.


Fig. 464. — *Acipenser sturio.*

Le type se modifie notablement chez les *Amiadés*, dont le corps est couvert d'écailles arrondies très minces. C'est un passage fort net au dernier type dont nous ayons à parler, qui est propre aux Téléostéens.

3° Écailles cycloides et cténoides (fig. 463, *1*, *2*). — Il comporte des écailles minces et flexibles, attachées au derme par leur bord antérieur, libres par leur bord postérieur. Celui-ci est arrondi (*écaille cycloïde*) ou denticulé (*écaille cténoïde*).

L'écaille est presque tout entière dermique : l'émail, qui dans les premiers temps du développement la recouvrait entièrement, cesse bientôt de s'accroître; l'écaille, s'agrandissant au-dessous de lui, ne tarde pas à dissocier la mince couche d'émail, et, dans l'écaille complètement formée, on n'en retrouve plus que des fragments formant des lignes concentriques autour d'un point central. Dans les intervalles de ces lignes, l'émail n'existe pas.

Ces écailles sont en général rehaussées d'un éclat métallique par des cristaux microscopiques de guanine.

Dans certains types, le squelette exodermique se développe davantage; on en trouve des exemples isolés dans les divers groupes, soit qu'il y ait deux rangées latérales de plaques osseuses contiguës (*Callichthys*, *Gastrosteus*, etc), soit qu'il se développe

une carapace complète de telles plaques osseuses (*Agonus*, *Dactylopterus*, *Pegasus*, *Loricaria*, etc.).

Certains Siluroïdes ont, par exception, des dents dermiques *recouvertes d'émail*, comme les Sélaciens ; elles sont mobiles et s'articulent avec les plaques osseuses sous-jacentes.

C'est chez les *Lophobranches* et les *Plectognathes* que le dermosquelette atteint son plus grand développement. Quelques-uns ont le corps entièrement enfermé dans une carapace de plaques osseuses contiguës (Lophobranches, *Ostracion*); d'autres ont des plaques armées d'épines (*Diodon*) ou de petits ossicules comme les Sélaciens.

Si on résume l'histoire de l'exosquelette des Poissons, on constate que, à mesure qu'on s'élève dans la série, ce revêtement protecteur tend à disparaître. Très important dans les types primitifs, comme l'attestent au plus haut point les Ganoïdes cuirassés primaires, il tend à dégénérer à mesure que le squelette interne prend plus d'importance. L'exosquelette est donc essentiellement primitif; le développement et la paléontologie montrent que son apparition est très précoce, et précède notablement celle du squelette osseux interne.

Exosquelette des batraciens. — La même remarque s'applique nettement encore aux Batraciens. Le squelette dermique, puissamment développé dans les Stégocéphales Labyrinthodentes du Trias (*Archegosaurus*, etc.), a à peu près disparu dans les Batraciens actuels.

On retrouve toutefois de nombreuses petites plaques dermiques dans les téguments de la *Cécilie* et de l'*Epicrium*, parmi les *Gymnophiones*, qui constituent un type encore primitif. De semblables productions ont totalement disparu dans les autres groupes. On ne peut citer que deux Anoures, qui possèdent des os dermiques dans la région dorsale : le *Ceratophrys aurata*, l'*Ephippifer aurantiacus*.

Squelette dermique des reptiles. — Les *Sauriens* et les *Ophidiens* n'ont pas de squelette dermique. Les *Scincoïdes* seuls possèdent quelques plaques osseuses, et, dans le *Gecko*, se rencontrent également de petites productions calcaires microscopiques.

Par contre, les *Crocodiliens* et les *Chéloniens* ont un exosquelette bien développé.

Chez les premiers, il est composé de larges plaques couvrant le dos et la nuque, quelquefois même la face ventrale. Ici encore, l'exosquelette semble en régression. Il est bien plus développé dans certains types fossiles. Le *Teleosaurus* jurassique était presque entièrement couvert de plaques dermiques.

Le type spécial aux Tortues est bien plus remarquable par sa spécialisation et sa constance. Ces Reptiles ont le corps enfermé dans une boîte osseuse complète, composée de plaques intimement unies, et qu'on peut considérer comme formée de deux boucliers. Le bouclier dorsal est la *carapace;* le bouclier ventral, le *plastron*. Ce dernier est exclusivement formé de plaques exodermiques. La carapace au contraire a une origine mixte, les os dermiques se joignant, pour la former, aux côtes et aux apophyses épineuses des vertèbres.

L'anatomie comparée nous montre le processus qui a dû être suivi dans la phylogénie des Chéloniens pour constituer la carapace. Dans un premier groupe, les *Athèques*, représenté par le genre *Sphargis* ou *Dermatochelys*, se trouve la spécialisation la moins avancée : les côtes sont élargies et aplaties, mais elles n'arrivent pas à se toucher. Il existe donc comme à l'ordinaire une cage thoracique. Au-dessus d'elle, se trouvent des os dermiques, assemblés en mosaïque et formant une carapace indépendante, exclusiquement exosquelettique.

Le développement est déjà plus avancé chez les *Trionyx*, quoiqu'encore incomplet ; les côtes se sont rencontrées et les os dermiques se sont soudés à elles. Toutefois, la portion dermique ne couvre pas toute l'étendue du dos, et les côtes dépassent sur les côtés les bords du bouclier dorsal.

Chez les *Cryptodires*, l'ossification est bien plus complète, et se relie au stade *Trionyx* par des degrés insensibles. Dans certains types (*Chelone*), les côtes dépassent encore le bouclier (fig. 465 A). Mais en général, le bouclier dorsal est complet, et s'unit plus ou moins au plastron, soit par des prolongements des pièces ventrales (*Dactyloplastres*), soit par une soudure complète (*Clidoplastres*).

Les *Pleurodires* terminent la série. C'est là que l'ossification est poussée le plus loin, les deux boucliers sont soudés sur une large étendue, et les os du bassin eux-mêmes viennent se souder avec la carapace (fig. 466 B).

Devant une série si nette, il semble qu'on puisse déduire d'une façon évidente la formation progressive de la carapace. Or, si l'on interroge la paléontologie, elle nous montre bien à l'état fossile des types à carapace incomplète, mais ils ne se montrent qu'après les types plus spécialisés, — la première Tortue datant du Trias a une carapace des plus complètes — si bien qu'on a tenté de suivre en sens inverse la série précédente, et de dire que les genres à carapace incomplète étaient des types de régression. Mais si, d'autre part, on étudie l'embryogénie

des types élevés, on retrouve dans la formation de la carapace tous les stades énumérés plus haut. Par suite, comme d'ailleurs il est impossible d'admettre que le type Chélonien ait ainsi apparu brusquement, il semble légitime de dire que l'absence de formes mal closes avant le Trias doit être imputée à l'état incomplet de nos connaissances paléontologiques et au défaut de conservation des squelettes. Les formes ouvertes présentent d'ailleurs des caractères d'infériorité qui doivent les faire considérer comme primitives.

La carapace d'une Tortue quelconque comprend trois sortes de plaques : 1° une série médiane de huit *plaques neurales* (fig. 465

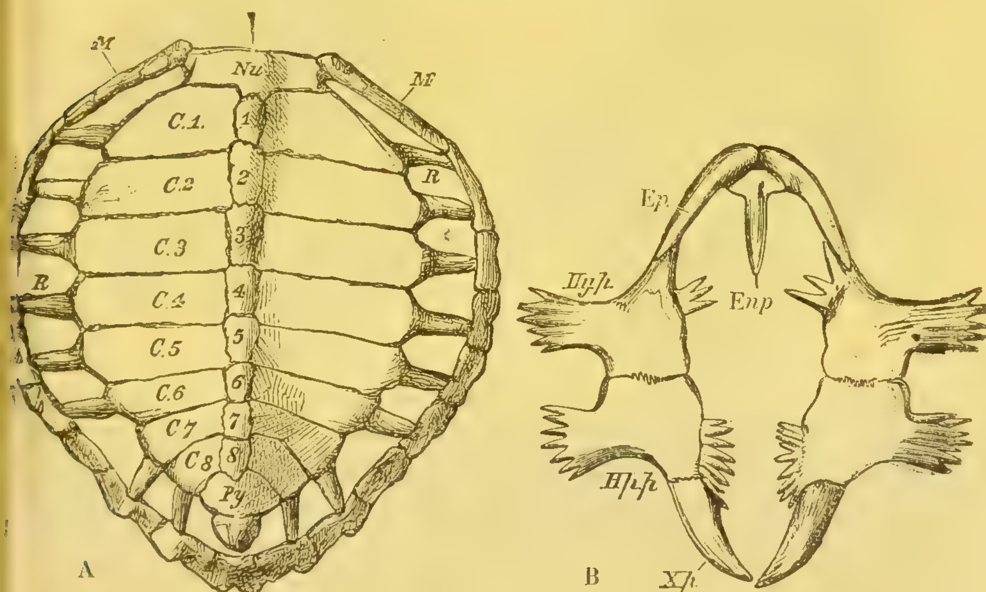


Fig. 465. — Carapace et plastron de *Chelone Midas*. — 1-8, plaques neurales; C_1-C_8, plaques costales ; R, côtes; M, plaques marginales ; N*u*, plaque nucale; P*y*, plaque pygale ; — E*np*, entoplastron ; E*p*, épiplastron; H*yp*, hyoplastron; *Hpp*, hypoplastron; X*p*, xiphiplastron (HUXLEY).

A, *1-8*), dans la constitution desquelles entrent les apophyses épineuses des vertèbres dorsales, sauf la première et la dernière ; 2° de chaque côté, huit *plaques costales* (C_{1-8}), dans la formation desquelles interviennent les côtes des mêmes vertèbres; 3° un nombre variable de *plaques marginales* disposées en cercle autour des précédentes (*M*). Il y en a de dix à treize paires. L'ensemble est complété en avant et en arrière par deux pièces impaires : la *plaque nucale* (*Nu*) qui recouvre la première vertèbre dorsale, la *plaque pygale* (*Py*) qui recouvre la dernière vertèbre dorsale.

Le plastron qui est d'origine plus ancienne, et qui apparaît aussi plus tôt dans le développement ontogénique, est au contraire formé exclusivement par des os dermiques. Sauf chez les

Athèques, qui ont un bouclier ventral en mosaïque comme le bouclier dorsal, les os du plastron sont au nombre de neuf, primitivement rangés en cercles (fig. 465 B) : un os impair, l'*entoplastron*, et huit pairs, qui sont d'avant en arrière ; l'*épi-*, l'*hyo-*, l'*hypo-* et le *xiphi-plastron*. L'ossification du plastron suit une marche parallèle à celle de la carapace. Dans les Trionychiens et quelques Cryptodires (*Chelone*), le centre reste non-ossifié, et est occupé soit par un espace vide, soit par une sorte de

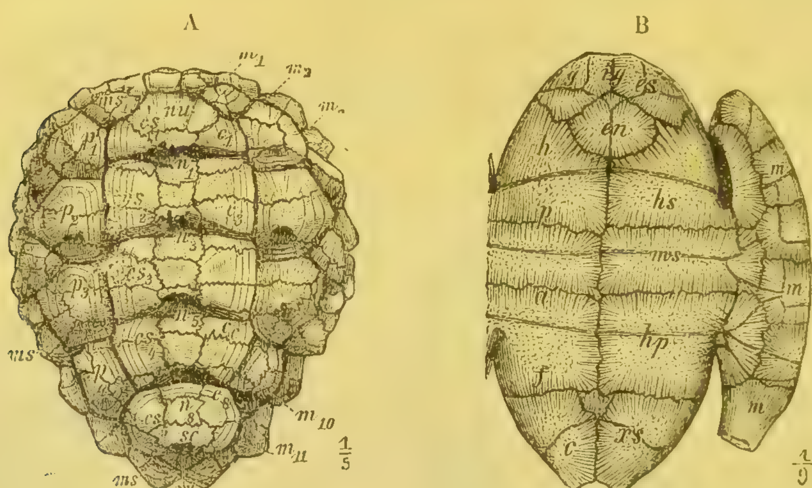


Fig. 466. — A. Carapace d'une Tortue (*Platychelys*). Les lignes en zigzag séparent les plaques osseuses ; les plaques saillantes ombrées correspondant aux écailles épidermiques : n_1-n_8, plaques neurales ; c_1-c_8, plaques costales ; m_1-m_{11}, plaques marginales ; *nu*, plaque nucale ; *py*, plaque pygale ; *sc*, plaque supra-caudale ; — cs_1-cs_5, écailles centrales ; p_1-p_4, écailles pleurales ; *ms*, écailles marginales.

B. Plastron d'une Pleurodire (*Pleurosternon*). Les lignes en zigzag séparent les écailles ; les lignes droites, les plaques osseuses : *en*, entoplastron ; *es*, épiplastron ; *hs*, hyoplastron ; *hp*, hypoplastron ; *xs*, xiphiplastron ; *m*, plaques marginales de la carapace ; — *ig*, écaille intergulaire ; *g*, écailles gulaires ; *h*, écailles humérales ; *p*, écailles pectorales ; *a*, écailles abdominales ; *f*, écailles fémorales ; *c*, écailles caudales.

cartilage. Dans les types plus élevés, l'ossification est complète.

On peut observer les mêmes stades dans l'union des deux parties de la carapace, le plastron et le bouclier dorsal.

Au-dessus de ce squelette dermique, se développe en général un revêtement corné, d'origine épidermique, formé d'écailles dont la disposition n'a aucun rapport avec les plaques osseuses. Ces écailles cornées manquent complètement chez les Athèques et les Trionyx.

Dans les autres groupes, la carapace épidermique comprend (fig. 466, A) : Une rangée médiane de 5 écailles centrales ; de chaque côté, une rangée de 4 écailles pleurales, et, sur le bord, une couronne de petites écailles marginales, au nombre de 22 en général, auxquelles s'ajoutent en

avant et en arrière les écailles *caudale* et *nucale*, paires ou impaires. De même le plastron (fig. 466 B) est recouvert par 6 paires de plaques qui sont d'arrière en avant : les écailles *gulaires*, *humérales*, *pectorales*, *abdominales*, *fémorales* et *anales*. Enfin entre la carapace et le plastron peuvent exister de petites plaques adventives.

Squelette dermique chez les mammifères. — Il n'existe pas en général de squelette dermique chez les Mammifères. Seuls les Tatous sont revêtus de lames osseuses, en forme de bandes transversales sur la nuque, le dos et la queue. Ces lames, séparées par de courts intervalles où la peau reste membraneuse, permettent au corps certains mouvements. Au-dessus, la peau forme des scutelles cornés épidermiques, sans rapport avec les formations dermiques.

Ce type mis à part, les formations osseuses dermiques sont des exceptions isolées chez les Mammifères, et ne forment jamais de revêtement de quelque importance.

C'est à elles qu'on doit rapporter l'axe osseux du bois des *Cervidæ*, et sans doute aussi les petites éminences recouvertes de peau qui ornent le front de la Girafe.

CHAPITRE XV

VERTÉBRÉS — SQUELETTE

On peut désigner sous le nom de *tissus squelettiques* un ensemble de tissus destinés à assurer la solidité du corps, et dont on peut distinguer deux variétés principales : 1° les *tissus de soutien* (os, cartilages) ; 2° les tissus de connexion, généralement désignés sous le nom de *tissus conjonctifs.* Tous ces tissus ont la même origine, ils viennent tous du mésoderme. De plus, ils peuvent, d'un animal à un autre, se remplacer mutuellement, et tel organe, conjonctif dans un groupe, peut devenir osseux dans un autre. Aussi a-t-on désigné sous l'appellation commune de *sclérome* l'ensemble des tissus squelettiques, dans le sens le plus large attaché à ce mot, réservant le nom de *squelette* proprement dit à l'ensemble des organes de soutien.

Lorsqu'on suit le développement ontogénique du squelette, on constate que, dans les premiers temps de la vie embryonnaire, le squelette n'existe pas. Tout le sclérome est à l'état de tissu conjonctif. A un stade plus avancé du développement, le squelette fait son apparition et est constitué à l'origine par un ensemble de *cartilages.* A ce squelette cartilagineux succède enfin un *squelette osseux*, qui remplace plus ou moins complètement le squelette primitif. La même succession s'observe dans le développement phylétique : les représentants inférieurs de l'embranchement ont un squelette purement cartilagineux (Cyclostomes, Sélaciens, Ganoïdes cartilagineux). Les types plus élevés ont un squelette osseux.

Nous devons, avant d'entrer dans l'étude de l'Anatomie comparée du squelette, définir les tissus qui entrent dans sa composition et le mode de développement des organes dont il est formé.

§ 1. — *Histologie, développement* (1).

Cartilage. — Un cartilage est constitué par des cellules spéciales, les *cellules cartilagineuses* ou *chondrocytes*, séparées les

(1) Ranvier, *Traité technique d'histologie*, Paris, 1880.

unes des autres par une abondante substance interstitielle amorphe. Cette substance, résistante et élastique, est transparente, opalescente sous une plus grande épaisseur. Sous l'influence de certains réactifs, on la voit se décomposer en petites masses correspondant chacune à un chondrocyte. C'est une conséquence de son mode de formation. Elle est, en effet, en quelque sorte sécrétée par les cellules cartilagineuses, qui, en contact au moment de leur formation, s'éloignent peu à peu par suite de la production d'une couche de substance interstitielle interposée.

Les chondrocytes sont enfermés dans des cavités creusées dans la substance interstitielle, ayant exactement leur forme. Au contact immédiat de la cellule, la substance interstitielle prend fréquemment des propriétés particulières, visibles par les réactifs colorés, qui ont fait désigner cette zone sous le nom de *capsule cartilagineuse*. Les chondrocytes, chez les animaux à squelette osseux, ont très généralement la forme d'un ovoïde plus ou moins régulier. Il est important de noter que, chez les Poissons cartilagineux, les chondrocytes présentent des prolongements ramifiés et anastomosés, par lesquels ils communiquent entre eux. L'analogie profonde de cette variété avec les cellules osseuses est d'une importance phylétique qu'on ne saurait contester.

Il peut arriver que la substance interstitielle s'incruste de calcaire, sans que la structure du cartilage soit sensiblement modifiée. Cette variété de tissu se rapproche du tissu osseux, mais l'étude de ce dernier va nous montrer qu'il ne saurait être confondu avec un simple *cartilage calcifié*.

Tissu osseux. — Le tissu osseux est formé, lui aussi, de cellules séparées par une substance interstitielle abondante, mais ces deux éléments sont bien différents de ce que nous avons décrit dans le cartilage.

La substance interstitielle, ou *substance osseuse*, est solide, et constituée par une matière organique amorphe, l'*osséine*, imprégnée de sels calcaires (carbonate et phosphate de chaux). Elle est creusée d'un réseau de tubes ayant, chez l'Homme, de 30 μ à 400 μ, et connus sous le nom de *canaux de Havers*. Ils sont occupés par les vaisseaux sanguins qui assurent la nutrition de l'os. Sur une coupe perpendiculaire à un de ces canaux, on constate que la substance osseuse se dispose tout autour en lamelles concentriques, en formant ce qu'on nomme un *système* (fig. 467).

Une coupe d'os montre toujours une grande quantité de pareils systèmes; d'autres lamelles se disposent autour de la cavité centrale de l'os, la *cavité médullaire*, occupée par la *moelle osseuse*, et forment le *système central;* d'autres enfin sont parallèles à la

périphérie de l'os (*système périphérique*). Dans les systèmes de Havers, les lamelles sont appliquées l'une contre l'autre; dans les autres, elles sont reliées par des fibres conjonctives calcifiées, les fibres de Sharpey. Dans la substance osseuse, et généralement au milieu des lamelles, sont creusées des cavités ovoïdes, les *ostéoplastes*, dont les dimensions moyennes sont de 7 μ sur 30 μ, par conséquent en forme d'ovoïde allongé; elles sont en communication par des *canalicules* qui rayonnent de chaque ostéoplaste dans toutes les directions et communiquent soit avec les canaux de

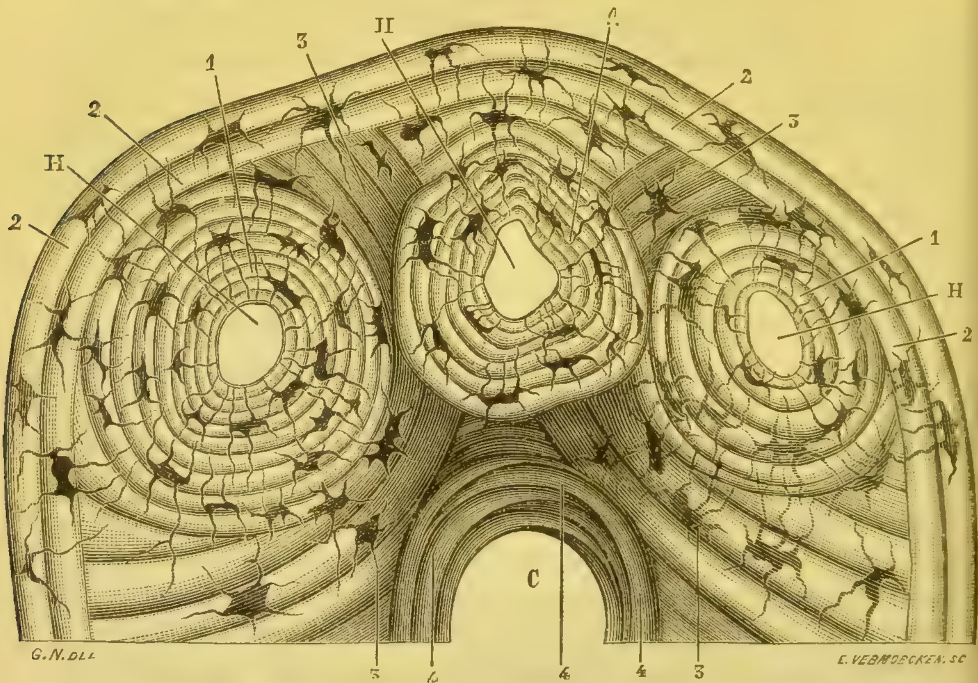


Fig. 467. — Coupe transversale demi-schématique de la moitié du corps d'un os long. — C, canal médullaire; H, canaux de Havers; 1, systèmes de Havers; 2, système phériphérique; 3, systèmes intermédiaires; 4, système périmédullaire.

Havers, soit avec les canalicules émanés des ostéoplastes voisins du même système. Ils ne passent pas d'un système à un autre.

A l'intérieur se trouve une *cellule osseuse* ou *ostéocyte*, qui, d'après Ranvier, et contrairement à ce qu'on a décrit jusqu'ici, aurait la forme d'une cellule aplatie attachée par ses deux extrémités aux parois de l'ostéoplaste, dont elle ne remplit pas la cavité. Elle présente un petit nombre de prolongements, à coup sûr moins nombreux que les canalicules de l'ostéoplaste. Le rôle des canalicules dans l'apport des substances nutritives aux ostéocytes est facile à concevoir.

Moelle osseuse. — Au centre de l'os, se trouve constamment

une substance, appelée *moelle*, qui occupe soit une vaste cavité médiane (os longs), soit un ensemble aréolaire de cavités séparées par des travées irrégulières, dont l'ensemble forme le *tissu spongieux* (têtes des os longs, os plats, os courts).

La structure de la moelle, très complexe, comprend un nombre immense de vaisseaux, réunis par une trame de fibres conjonctives extrêmement ténues, et contenant des cellules de formes très diverses : 1° des cellules plates conjonctives ordinaires; 2° des *médullocelles*, identiques aux globules lymphatiques (Robin); 3° des *cellules à noyaux bosselés*, souvent même divisés en plusieurs masses qu'unissent des filaments (Bizzozero); 4° des *myéloplaxes*, de 100 μ, contenant de nombreux noyaux, jusqu'à 40 (Robin); 5° enfin des *ostéoblastes*, ou cellules osseuses primitives, prismatiques, anguleuses, que nous rencontrerons tout à l'heure dans l'os en voie de développement (Gegenbaur). On ne connaît pas encore le rôle de la moelle, ni les rapports que peuvent avoir entre eux les divers éléments cellulaires qu'elle contient.

PROCÉDÉS D'OSSIFICATION. — Nous avons dit que l'os était toujours précédé par un massif de tissu conjonctif ou cartilagineux. On croyait autrefois que c'était là le résultat d'une transformation pure et simple du tissu préexistant, les cellules conjonctives ou cartilagineuses devenant des ostéocytes, et la substance fondamentale se modifiant sur place. Les procédés d'ossification sont en réalité bien plus complexes. L'os se forme *par substitution :* les tissus conjonctif ou cartilagineux ne servent qu'à diriger l'ossification ; l'os les résorbe, se nourrit de leur substance, vit en parasite à leurs dépens et finalement se substitue à eux. Suivant que le tissu directeur est du cartilage ou du tissu conjonctif, l'os appartient à la catégorie des *os de cartilage* ou des *os de membrane.*

Les os de la voûte du crâne nous fournissent l'exemple le plus net d'ossification aux dépens du tissu conjonctif. Ce sont donc exclusivement des os de membrane.

Les os des membres, de la colonne vertébrale et de la base du crâne sont au contraire préformés à l'état de cartilage, et se constituent d'abord par *ossification enchondrale.* Mais une fois formés, les os s'épaississent aux dépens d'une membrane périphérique, le *périoste.* Nous trouvons donc intimement mélangés les deux procédés d'ossification, qui concourent l'un et l'autre à la formation de l'os.

A ce point de vue, l'étude du développement d'un os long appartenant au squelette des membres est particulièrement ins-

tructive, puisqu'elle nous fait connaître à la fois les deux procédés de formation de l'os.

Marche générale de l'ossification d'un os long. — L'os prend la place d'un cartilage déjà existant, qui a déjà la forme générale que prendra l'os définitif. On l'appelle souvent *os cartilagineux*. L'ossification débute autour de certains points, appelés *centres* ou *points d'ossification*, et se continue de proche en proche, de façon à accroître l'îlot osseux, par formation de nouveau tissu osseux autour des parties déjà ossifiées.

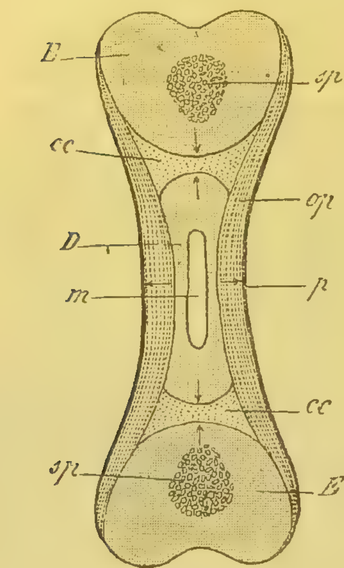


Fig. 468. — Schéma du développement d'un os long: D, diaphyse; E, épiphyses; *cc*, cartilages de conjugaison; *p*, périoste; *op*, os périostique; *m*, canal médullaire; *sp*, tissu spongieux. Les flèches indiquent le sens dans lequel se fait l'ossification.

Nous trouvons dans un os long trois centres d'ossification (fig. 468). Au milieu du cartilage primordial, se constitue un premier centre, qui donne naissance à un îlot osseux, qu'on nomme la *diaphyse* (*D*). C'est le début du corps de l'os. Plus tard, aux deux extrémités de l'os, apparaissent deux autres points d'ossification qui produiront les deux têtes de l'os. Ce sont les *centres épiphysaires* (*E*).

Quand ils auront fonctionné, l'os sera formé de trois îlots, l'îlot médian étant séparé des deux extrémes par un espace formé de cartilage non encore ossifié (*cc*). Ces cartilages, les *cartilages de conjugaison*, permettent à l'os de s'accroître. Ils s'accroissent en effet eux-mêmes continuellement, et offrent par suite à l'os qui les envahit un champ nouveau, qu'il ne tarde pas à occuper ; il se forme donc de nouveau tissu osseux sur les deux faces des cartilages de conjugaison. Si on fixe de petits clous d'argent dans les parties ossifiées, on constate que la distance entre deux clous ne s'accroît que si, entre eux, se trouve une zone cartilagineuse (Duhamel, Flourens, Ollier).

Lorsque les cartilages de conjugaison sont envahis à leur tour par l'ossification, l'accroissement en longueur de l'os est définitivement arrêté.

En même temps qu'il s'ossifie dans sa longueur, le cartilage s'ossifie suivant son épaisseur. Il arrive un moment où tout le cartilage primordial est envahi. Mais l'épaississement n'est pas

arrêté pour cela. Il reste en effet à la périphérie une zone conjonctive fibro-élastique, le *périoste*, qui recouvre une couche spéciale, qu'on peut appeler *couche ostéogène;* c'est en effet à ses dépens que vont se former les nouvelles couches superficielles destinées à épaissir l'os de dedans en dehors.

Pendant que cet épaississement se produit, la portion centrale se résorbe, et c'est ainsi que se constituent le canal médullaire de la diaphyse, le tissu spongieux des épiphyses.

Histogénèse du tissu osseux (1). — Étudions avec un peu plus de détails le processus histogénique de l'ossification.

1° *Os primordial.* — Le début est encore mal connu. Au niveau des centres d'ossification, on aperçoit, immédiatement au-dessous du périchondre, une zone annulaire sur tout le pourtour du cartilage primordial, zone facile à distinguer à sa couleur blanchâtre. Cette zone renferme, au milieu d'une substance interstitielle riche en concrétions calcaires, une multitude de cellules embryonnaires, les *ostéoblastes* (Gegenbaur). Un grand nombre de vaisseaux sanguins la parcourent en tous sens. C'est la *couche ostéogène* (Ollier).

Bientôt, par un processus encore mal défini, cette couche ostéogène s'est transformée en une mince bague osseuse, où on distingue les ostéocytes avec tous leurs caractères; cette couche est formée de travées osseuses qui limitent des espaces où courent des vaisseaux entourés de cellules embryonnaires. On désigne sous le nom d'*os primordial* ce nouveau tissu et sous le nom de *moelle osseuse embryonnaire* le contenu de ses cavités; c'est là en effet l'origine de tout le tissu osseux. Peu à peu les couches de cette moelle immédiatement en contact avec les parois des cavités se transforment en tissu osseux, et il se dépose ainsi des couches successives et concentriques d'os qui rétrécissent progressivement les aréoles.

Cet os primordial (fig. 469 A, *O*) ne s'est pas développé aux dépens du cartilage, resté intact au-dessous de lui. Il s'est formé, on peut le dire, aux dépens du tissu conjonctif.

2° *Ossification enchondrale.* — C'est à ce moment que va commencer l'ossification du cartilage. Les cellules qui le forment se sont multipliées abondamment, surtout dans le sens longitudinal, et se sont empilées les unes au-dessus des autres en séries verticales, séparées par des travées cartilagineuses (fig. 469 A, *C*).

A cet état, un bourgeon émané de la couche d'os primordial, et formé de moelle embryonnaire, force les cloisons intercellulaires et pénètre dans le cartilage. Il résorbe et digère les cellules qu'il trouve sur son passage. Mais comme il force plus facilement les cloisons minces transversales d'une série, le bourgeon donne des expansions longitudinales qui suivent les séries de cellules. Ces expansions restent séparées par les travées cartilagineuses, qui guident pour ainsi dire les bourgeons ostéogènes, et sont appelées pour cette raison *travées directrices*.

C'est alors que l'ossification commence, par la portion périphérique du bourgeon. Il se forme de dehors en dedans une série de couches concentriques, comme cela se passait dans l'os primordial. On comprend que cela aboutit à la constitution des systèmes de Havers, au centre desquels persistent les vaisseaux et la moelle embryonnaire. D'ailleurs les bourgeons peuvent, en certains points de moindre résistance, percer les travées directrices; de là des anastomoses entre les bourgeons, c'est-à-dire entre les canaux de Havers. L'os développé aux dépens du cartilage est donc uniquement formé

(1) Ollier, *Arch. phys.* 1877. — Ranvier, *loc. cit.*

de systèmes de Havers, englobant des travées de substance cartilagineuse calcifiée.

3° *Ossification sous-périostique.* — L'accroissement en épaisseur se fait à la périphérie, immédiatement au-dessous du périoste. Celui-ci n'est pas autre chose que la couche que nous appelions plus haut le périchondre. Les deux termes sont exactement synonymes.

La couche ostéogène est, on se le rappelle, au contact des couches internes du périoste. Elle va se développer du côté du périoste de la même façon qu'elle l'a fait du côté du cartilage (fig. 469 B).

Le processus est le même. Les travées directrices cartilagineuses sont ici

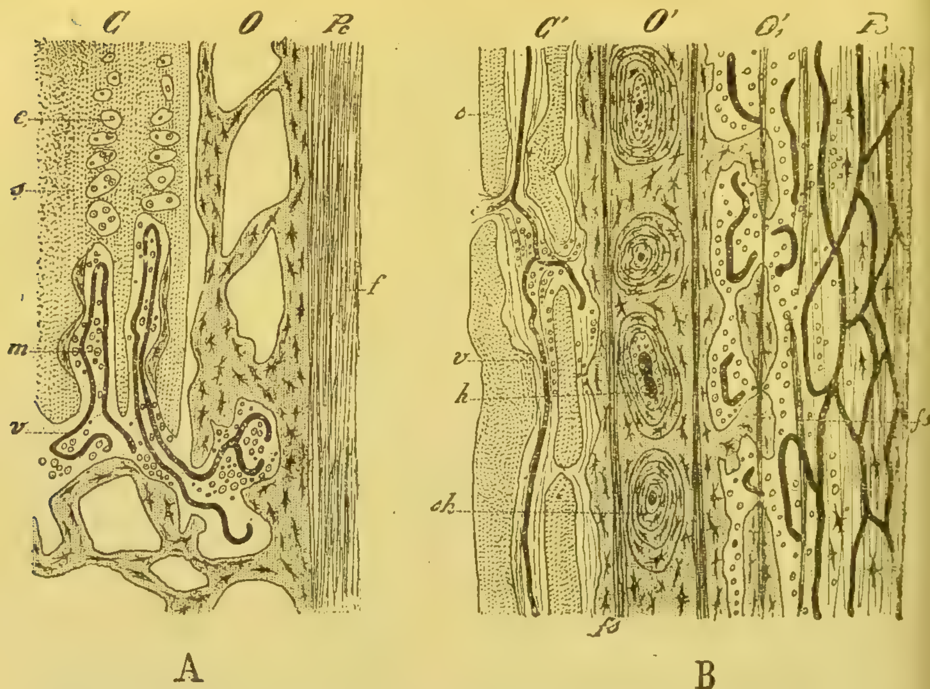


Fig. 469. — *Développement des os :* A, formation de l'os aux dépens du cartilage sérié : *C*, couches de cartilage sérié envahies par la moelle osseuse; en *C'*, l'envahissement est complet; *c*, chondroplastes sériés; *s*, travée de substance cartilagineuse; *m*, moelle osseuse; *v*, vaisseaux ossificateurs conduisant la moelle osseuse; *O*, os primordial; *Pc*, périchondre.

B, ossification périostique : *C'*, os développé aux dépens du cartilage sérié; *O'*, os développé aux dépens du périoste; O'_1, os en voie de développement aux dépens du périoste; *Po*, périoste; *sh*, système de Havers; *h*, coupe d'un vaisseau de Havers, entouré de moelle osseuse; *fs*, fibre de Sharpey.

remplacées par des fibres du périoste, les *fibres arciformes*, qui s'implantent par leurs extrémités dans le cartilage primordial. Les bourgeons de moelle embryonnaire se développent entre ces fibres, et c'est autour de ces dernières que se constituent les premières couches d'os, constituant des *travées directrices osseuses*. Dans les intervalles se constituent des systèmes de Havers par le même procédé que tout à l'heure. Bientôt les fibres arciformes se calcifient elles-mêmes et deviennent les *fibres de Sharpey* (*fs*).

Ainsi s'épaissit l'os, assez rapidement dans les premiers temps. Mais simultanément une résorption, dont le mécanisme n'est pas connu, fait disparaître les parties les plus internes de l'os et creuse un canal, le canal médullaire, qui se remplit, au fur et à mesure de sa formation, d'une subs-

tance spéciale, la *moelle*. Elle fait disparaître peu à peu tout l'os de cartilage, tout l'os primordial et les couches profondes de l'os périostique.

L'os définitif n'est ainsi formé qu'aux dépens des parties périphériques constituées le plus récemment.

En résumé, l'os s'est formé par deux procédés différents et se compose de deux parties, l'os de cartilage et l'os de membrane.

Os de membrane. — Les os de membrane se développent exactement comme l'os périostique : les fibres de la membrane primordiale remplacent les fibres arciformes dans le rôle de travées directrices, et deviennent également plus tard des fibres de Sharpey.

Importance morphologique des centres d'ossification. — La considération des centres d'ossification est d'une haute importance en anatomie comparée. Les os définitifs ne sont pas toujours comparables entre eux.

Tel os, unique dans un type, peut être représenté par plusieurs dans un autre. Les centres d'ossification sont seuls constants. C'est à eux qu'on doit faire remonter la comparaison.

Les îlots auxquels ils donnent naissance peuvent rester isolés ou au contraire s'unir les uns aux autres ; cela importe peu. La considération des centres d'ossification nous fournira toujours les données nécessaires à une comparaison rationnelle.

§ 2. — *Squelette du tronc.*

1. COLONNE VERTÉBRALE.

La colonne vertébrale est, en quelque sorte, le pivot autour duquel vient se répartir tout l'ensemble du squelette. C'est elle qui apparaît tout d'abord, que l'on considère le développement de l'individu ou la série des Vertébrés.

Le premier linéament de la colonne vertébrale, et de tout le squelette, est la *corde dorsale* ou *notochorde*. C'est une tige amincie aux deux extrémités, placée au-dessous de l'axe cérébro-spinal.

Elle prend naissance aux dépens de la portion médio-dorsale de l'hypoblaste, comme une tige cylindrique, par délamination de la couche endodermique (fig. 470 A et B). Elle ne s'étend en avant que jusque vers le milieu de la vésicule cérébrale. Ce point antérieur est important à fixer ; car la portion vertébrale ne pourra le dépasser. C'est celui qui correspond chez l'adulte à l'union du præsphénoïde et du postsphénoïde.

Au point de vue de sa structure, la notochorde est formée d'une tige axiale (fig. 470 C, *ch*), dont les cellules sont dégénérées, creusées de vacuoles, au point qu'une coupe transversale

montre uniquement de larges aréoles irrégulières avec quelques noyaux. Autour de cet axe, se constitue une *gaine* (*Vr*), dont l'origine est encore obscure, et comprenant trois couches, qui sont de dedans en dehors : 1° une couche cuticulaire anhiste, la *membrane limitante interne*, ou *membrane élastique externe* ; 2° une zone assez épaisse contenant des cellules incluses dans une substance intersticielle fibrillaire, la *couche squelettogène;* 3° enfin, une *membrane limitante externe*, également anhiste.

Jusqu'ici la notochorde est une simple production conjonctive;

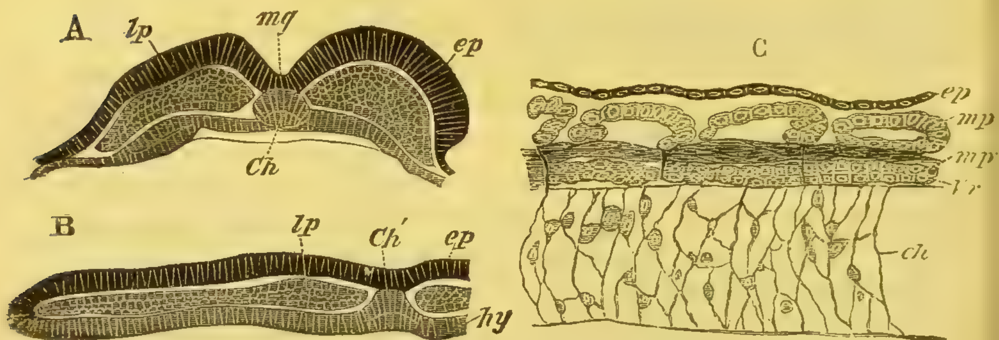


Fig. 470. — A et B. Coupes transversales d'un embryon de *Pristiurus* montrant le développement de la notochorde aux dépens de l'hypoblaste : *Ch'*, notochorde en voie de développement; *Ch*, notochorde entièrement constituée; *mg*, gouttière médullaire; *lp*, plaque musculaire mésoblastique ; *ep*, épiblaste; *hy*, hypoblaste (Balfour).
C. Coupe horizontale du tronc d'un embryon de *Scyllium*. *ch*, notochorde montrant sa structure vacuolaire et ses noyaux ; *Vr*, couche squelettogène où se développent les corps vertébraux; *mp*, plaques musculaires; *mp'*, portions de plaque musculaire déjà différenciées en muscles longitudinaux (Balfour).

elle est à l'état membraneux, et ne présente pas trace de segmentation.

Chondrification. — L'apparition du cartilage caractérise le second stade du développement.

Il se montre tout autour de la corde, dans la couche squelettogène, et forme des foyers isolés, placés à intervalles sériés et réguliers. C'est la première manifestation de la métamérisation. Ces îlots sont de deux espèces : les uns forment des anneaux successifs autour de la notochorde; ils représentent les futurs corps vertébraux. Les autres sont placés au-dessus, en correspondance avec les premiers; ils représentent les arcs vertébraux. Tantôt la segmentation se montre à la fois dans les corps et dans les arcs; tantôt ces derniers sont isolés, les corps soudés entre eux formant à la corde une gaine cartilagineuse continue.

Apparaissant ainsi indépendamment, les arcs sont donc des

productions autonomes, et ne sont pas de simples prolongements du corps, comme on peut le dire dans une description élémentaire.

Ossification. — L'ossification se fait toujours par plusieurs points. Mais chez les Vertébrés supérieurs, les îlots osseux provenant de ces divers centres se soudent en une seule pièce qui constitue la vertèbre.

A son état le plus complet de développement, une vertèbre se compose (fig. 471) :

1. D'un disque central, le *corps de la vertèbre*, ou *centrum*, résultant de la réunion de deux îlots latéraux, les *pleurocentres* (*pc*) ;

2. D'une *arcade neurale*, au-dessous de laquelle passe la moelle épinière, et formée de deux pièces latérales, les *arcs neuraux* ou *neurapophyses*, attachées au centrum, et d'une pièce impaire dorsale, la *neurépine ;*

3. D'une *arcade hæmale*, dans laquelle passe l'aorte dorsale, et composée de même de deux *hæmapophyses* ou *arcs hæmaux* et d'une *hæmépine*. Cette arcade est rarement bien développée ; le plus souvent la base des hæmapophyses se développe seule, et se soude de bonne heure au centrum (Cope, Dollo, Albrecht).

Quelques auteurs (Gaudry, Fritsch) ont fait de ces pièces basilaires des parties intégrantes du centrum (*hypocentres, intercentres*).

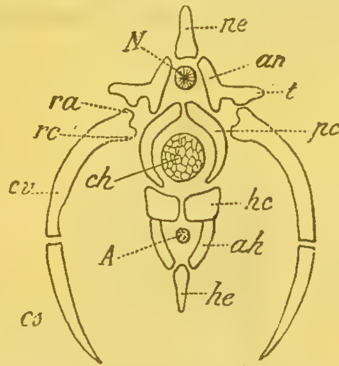


Fig. 471. — Schéma de la vertèbre théorique : *ch*, notochorde ; *pc*, pleurocentres ; *hc*, hypocentres ; *an*, arcs neuraux ; *ne*, neurépine ; *ah*, arcs hémaux ; *he*, hæmépine ; *t*, apophyse transverse ; *ra*, racine supérieure (articulée à l'apophyse transverse) ; *re*, racine inférieure (articulée au corps) ; *cv*, segment vertébral ; *cs*, segment ventral (sternal) de la côte ; *N*, moelle épinière ; *A*, aorte caudale. [D'après Fritsch, *hc* = corps vertébral ; *pc* = apophyse articulaire ; — d'après Gaudry, *hc* + *pc* = corps ; — d'après Cope, Dollo, Albrecht, *pc* = corps ; *hc* = intercentrum = portion basilaire des arcs hémaux].

Secondairement, s'ajoutent à ces pièces typiques de la vertèbre des *apophyses articulaires* et des *apophyses transverses* (*t*) destinées à l'insertion des côtes.

A. Poissons. — Squelette axial des Cyclostomes (1). — Le squelette se trouve à l'état le plus simple chez les Cyclostomes. La corde dorsale persiste toute la vie. Cette corde (fig. 472 *Ch*), dépourvue de limitante externe, est immédiatement en contact avec

(1) Langerhans. Ph. Tr., vol. C...., 1880. — Gegenbaur, J. Z., B. V.

la couche squelettogène, dont la zone interne (*cs*), dure et fibrillaire, forme autour de la corde une gaine protectrice. La section de cette couche squelettogène, entourée par la limitante externe, est triangulaire ; elle se prolonge dans la région dorsale, au-dessus de la moelle épinière (*m*), qui se trouve logée dans un canal creusé dans toute la longueur.

C'est à cela que se réduit l'axe vertébral chez l'*Ammocète* et les *Myxinoïdes*. Il n'y a chez ces animaux aucun dépôt de cartilage, sauf dans la région caudale. *Nulle part on ne voit de trace de métamérisation.* C'est l'état le plus primitif du squelette axial.

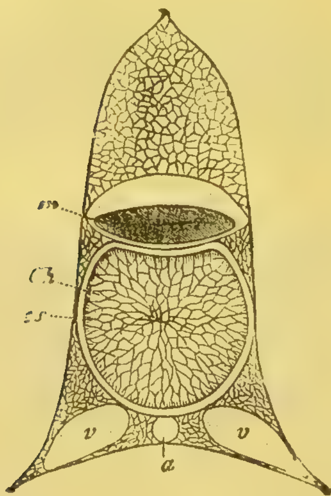


Fig. 472. — Coupe transversale de la notochorde de l'*Ammocœtes* : *Ch*, notochorde ; *cs*, gaine de la corde ; *m*, moelle épinière ; *a*, aorte ; *v*, veines cardinales. — Le contour indique les limites de la couche squelettogène. A l'intérieur, des masses de tissu adipeux (Gegenbaur).

Les *Lamproies* nous présentent déjà un stade plus élevé. Si la gaine de la notochorde reste encore totalement dépourvue de cartilage, et par suite non métamérisée, il se forme dans les portions dorsales latérales de la couche squelettogène, des pièces cartilagineuses paires disposées en série. Elles sont attachées à la gaine de la corde, à droite et à gauche du tube contenant la moelle épinière (fig. 488, *an*). Ce sont les rudiments des *neurapophyses*. C'est la première indication de la métamérie. Les cartilages d'une même paire ne se soudent jamais l'un à l'autre sur la ligne médiane.

Squelette axial des Ganoïdes et des Sélaciens (1). — C'est dans le groupe des Ganoïdes que nous voyons se constituer peu à peu les différentes parties de la vertèbre.

Chez les *Chondroganoïdes* (fig. 473 A), l'état est à peine plus élevé que chez les Cyclostomes : la corde n'est nullement segmentée, les arcs neuraux seuls indiquent la métamérisation. Au-dessus de chaque paire de neurapophyses, se développe une pièce cartilagineuse impaire, c'est la *neurépine* (*ne*). Ces trois parties de l'arc neural, que nous voyons ainsi apparaître indépendamment, restent, chez l'*Esturgeon*, constamment distinctes.

Au-dessous de la corde, apparaissent aussi pour la première fois des pièces cartilagineuses paires, qui s'unissent sur la ligne

(1) Balfour et Parker. *On the structure and development of Lepidosteus*, Ph. Tr., 1882. — Gegenbaur, J. Z., t. III.

médiane en formant, au moins en arrière, un véritable arc hæmal, dans lequel passe l'aorte.

En avant, la métamérisation devient moins distincte, les arcs se

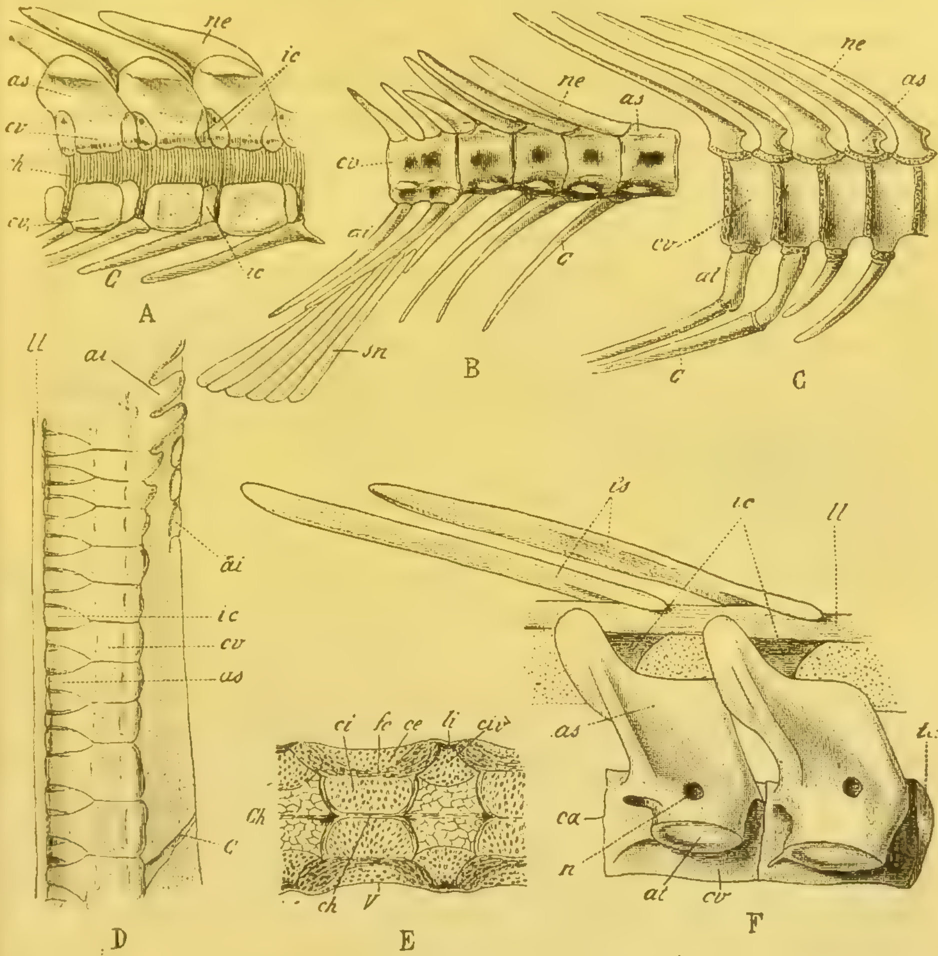


Fig. 473. — Colonne vertébrale des Poissons. — A, *Acipenser Sturio : ch*, notochorde; *cv*, cv_1, les deux portions du corps de la vertèbre; *as*, arcs supérieurs; *ne*, apophyse épineuse; *C*, côtes; *ic*, pièces intercalaires.

B, *Polypterus bichir*, passage de la région dorsale à la région caudale. *ai*, arcs inférieurs; *su*, supports de la nageoire caudale.

C, *Amia*, même région; *at*, apophyse transverse (?).

D, *Cestracion Philippi* : *ll*, ligament; *m*, membrane (A, B, C, D, d'après Gegenbaur).

E, Coupe longitudinale de la colonne vertébrale de *Raja oculata*. — *Ch*, renflement intervertébral de la corde dorsale; *ch*, constriction vertébrale de la corde dorsale; *V*, corps de la vertèbre; *fc*, fibrocartilage annulaire du corps de la vertèbre; *ce*, *ci*, cartilages hyalins interne et externe; *civ*, cartilage intervertébral; *li*, ligament intervertébral (Cartier).

F, Deux vertèbres de *Lepidosteus : ta*, tête articulaire; *ca*, cavité articulaire; *is*, pièces interspinales (Parker et Balfour).

fusionnent en un canal continu, où les orifices de sortie des nerfs montrent seuls la métamérisation.

C'est un stade tout à fait analogue que montrent les *Holocéphales* (Chimères) et les Dipneustes. Chez ces derniers toutefois les trois pièces des arcs neuraux sont unies entre elles.

Les Sélaciens sont intermédiaires au point de vue de la différenciation de l'axe squelettique entre les Ganoïdes cartilagineux et les Ganoïdes osseux. Toute la couche squelettogène a été envahie par du cartilage ; mais, pour la première fois, la portion axiale elle-même manifeste un commencement de métamérisation (fig. 473 D). Des anneaux de fibro-cartilage (E, *V*) se développent de distance en distance autour de la corde dans la couche cartilagineuse. Ce sont les premières indications des *corps vertébraux*. Gênée dans son développement par ces anneaux qui l'enserrent, la corde cesse d'avoir partout le même diamètre. Étranglée au niveau des anneaux de fibro-cartilage (*ch*), elle se renfle au contraire dans leurs intervalles (*Ch*) et ceux-ci prennent une forme de sablier, concaves en avant et en arrière. En même temps la calcification envahit ce fibro-cartilage. Il est important de noter que, malgré l'individualisation des vertèbres, chacune d'elles est plongée dans le cartilage qui forme à la corde un étui continu, ne permettant pas l'articulation des vertèbres.

La calcification continue qui se produit chez le *Scyllium* et quelques Raies (*cyclospondylie*) est quelquefois plus compliquée, soit qu'il se forme plusieurs anneaux calcaires concentriques (*tectospondylie*), soit qu'il se forme des secteurs rayonnant du centre (*astérospondylie*), comme dans les genres *Lamna* et *Carcharodon*. Il ne faut pas la confondre avec l'ossification.

Les neurapophyses et les hémapophyses, qui apparaissent indépendamment des vertèbres, n'offrent aucune particularité intéressante ; elles finissent par se souder au corps vertébral.

Les *Ganoïdes osseux* ont un corps vertébral complètement ossifié, formant un anneau autour de la corde dorsale. Celle-ci, étranglée au niveau des corps vertébraux au point d'être à peine visible, est renflée dans leur intervalle. Les vertèbres séparées les unes des autres (fig. 473 B et C) sont donc concaves en avant comme en arrière ; elles sont *amphicœliques* (*Polypterus*, *Amia*), type presque général chez les Poissons. Elles sont cette fois tout à fait distinctes les unes des autres et individualisées, mais ne s'articulent pas entre elles.

Par une exception remarquable, le *Lepidosteus* est le seul, de tous les Poissons, dont les vertèbres, concaves en arrière, sont au contraire convexes en avant. Ce sont des *vertèbres opisthocœliques*, sur la formation desquelles nous aurons à revenir dans les groupes plus élevés (fig. 473 F).

Les arcs neuraux, qui ont apparu indépendamment, ou bien

restent distincts des corps vertébraux (*Amia*) (B) ou bien se soudent à ceux-ci (*Lepidosteus*, *Polypterus*) (C). Les neurépines ne sont jamais soudées aux arcs, mais leur sont reliées par un ligament fibreux.

Les mêmes dispositions se retrouvent sur les arcs hémaux qui apparaissent seulement dans la région caudale.

Notons en terminant que les corps vertébraux portent chez tous les *Ganoïdes osseux*, à leur partie inférieure, des apophyses destinées à porter les côtes.

COLONNE VERTÉBRALE DES TÉLÉOSTÉENS. — La colonne vertébrale des TÉLÉOSTÉENS, d'abord purement cartilagineuse, se forme comme celle des Sélaciens. La corde dorsale s'étrangle au niveau des corps des vertèbres, reste dilatée entre deux corps successifs.

La seule chose nouvelle à signaler est l'ossification. Le point de départ de celle-ci est dans la membrane limitante externe. Le tissu osseux se développe d'abord aux dépens du cartilage préalablement formé, puis s'accroît en épaisseur, la membrane limitante agissant comme périoste.

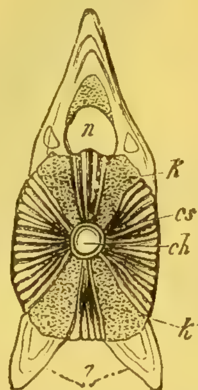


Fig. 474. — Coupe transversale passant par le milieu d'une vertèbre de Brochet (*Esox lucius*). — *ch*, notochorde; *cs*, sa gaine; *k* et *k'*, rayons cartilagineux correspondant aux arcs; *h*, hémapophyse; *n*, canal neural (GEGENBAUR).

Généralement le corps ne s'ossifie pas tout entier, mais seulement suivant quatre secteurs disposés en croix (fig. 474); le reste (*k*,*k'*) demeure cartilagineux : c'est par conséquent une *astérospondylie*. Les arcs supérieurs s'ossifient à peu près complètement. Ils sont unis entre eux par un ligament fibreux courant tout le long de la colonne vertébrale, et présentant en avant et en arrière des prolongements articulaires qui s'unissent aux vertèbres voisines.

Les hémapophyses restent presque toujours à l'état de cartilage. Elles restent séparées l'une de l'autre (*h*) sauf dans la région caudale où elles forment des arcs hémaux complets, où passent l'aorte et la veine caudale.

En résumé, la colonne vertébrale des POISSONS est caractérisée par la dilatation de la corde dorsale entre les vertèbres, qui restent toujours biconcaves ou *amphicœliques*, et par l'absence totale d'articulations entre les divers articles, le *Lepidosteus* excepté.

DISPOSITIONS DIVERSES DE LA PORTION CAUDALE. — Le plus généralement, la portion caudale de la colonne vertébrale offre une

différenciation moins avancée, et très fréquemment la corde y persiste intégralement, entourée seulement par une gaine fibreuse ou cartilagineuse. Toutefois les arcs correspondants se dévelop-

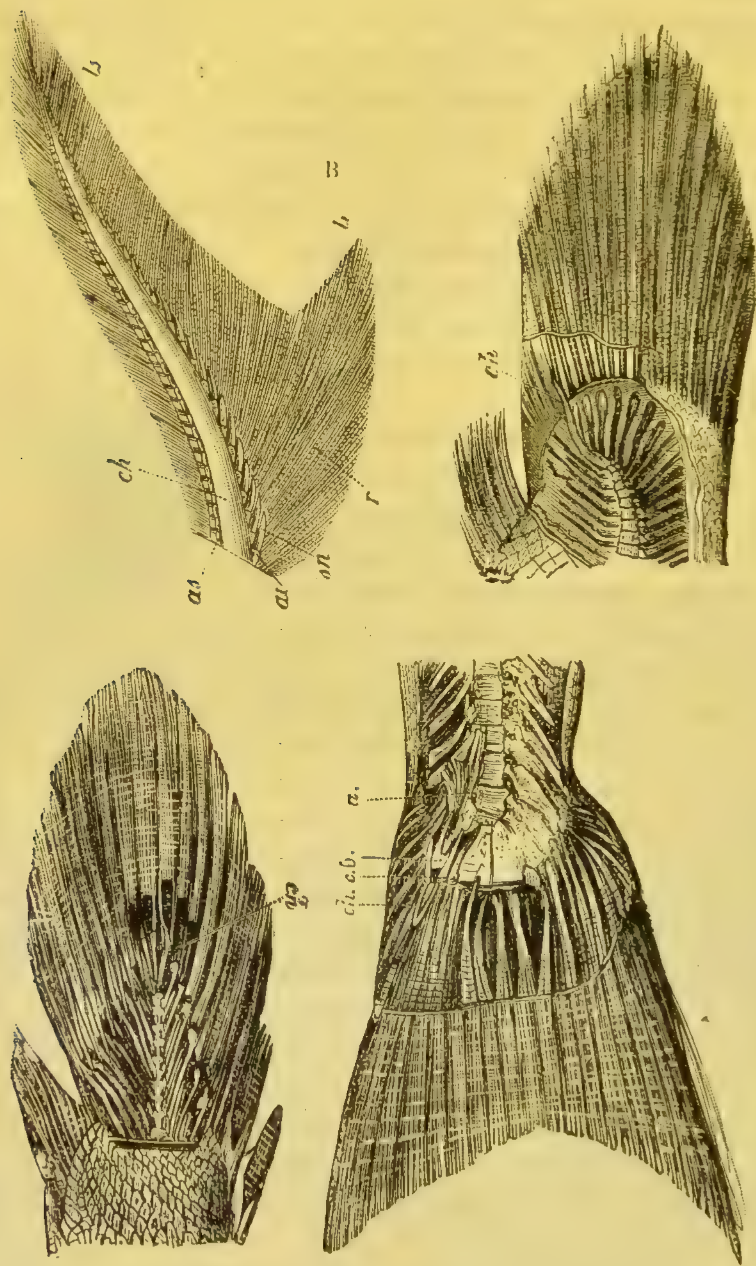


Fig. 415. — A, nageoire caudale diphycerque de *Polypterus*. — B, nageoire caudale hétérocerque d'*Acipenser Sturio*. — C, nageoire homocerque de l'*Amia*. — D, nageoire homocerque de Saumon. — *ch*, notochorde; *as*, arcs supérieurs; *ai*, arcs inférieurs; *sn*, supports de la nageoire; *r*, rayons cornés de la nageoire caudale; *ls*, *li*, ses deux lobes; *a*, *b*, *c*, pièces osseuses (arcs modifiés) recouvrant la notochorde.

pent. Nous avons vu en effet que leur apparition était plus précoce que celle des corps.

Cette région porte la nageoire caudale. Dans les types primitifs, la corde suit jusqu'à son extrémité la direction de l'axe du corps; la nageoire caudale s'y attache symétriquement, le poisson est

diphycerque (fig. 475 A) (Crossoptérygiens, Dipneustes). Ce caractère, général chez les Poissons dévoniens, est rare actuellement. Presque toujours, aujourd'hui, l'extrémité de l'axe vertébral se relève par une courbure subterminale. La nageoire est alors souvent divisée en deux lobes inégaux, le supérieur plus grand ; le Poisson est *hétérocerque* (fig. 475, B). Dans un dernier type, la colonne vertébrale se relève encore dorsalement; mais, malgré la dissymétrie de l'axe, les rayons de la nageoire caudale ont des longueurs telles que l'organe est extérieurement symétrique ou se divise en deux lobes égaux: le poisson est alors dit *homocerque* (fig. 475, C).

La colonne vertébrale entre en régression à son extrémité, et se termine par une baguette grêle, l'*urostyle*.

Entre ces trois formes extrêmes, tous les passages existent, relevés notamment chez les types fossiles.

B. Batraciens. — VERTÈBRES (1). — Dans les plus jeunes embryons de Batraciens, les vertèbres apparaissent sous la forme d'une série successive d'anneaux cartilagineux entourant la corde dorsale, et formés aux dépens du tissu conjonctif environnant. Par suite de leur développement, la corde s'étrangle au niveau des vertèbres et présente, au contraire, des dilatations *intervertébrales* (fig. 476 A). Le corps des vertèbres est alors *amphicœlique;* elles sont creuses, et traversées par la corde, dans laquelle elles sont, pour ainsi dire, enfilées. Au niveau des intervalles vertébraux, se développent en outre des cartilages annulaires qui vont d'une vertèbre à la vertèbre suivante. Ces *cartilages intervertébraux* se développent plus ou moins; ce développement variable et la résorption de la corde qu'il entraîne produisent une série de modifications, présentant une gradation bien intéressante.

Chez les *Gymnophiones*, comme dans beaucoup de formes fossiles, le cartilage intervertébral est très petit; la corde persiste dans toute la longueur ; les vertèbres ossifiées restent amphicœliques et sont toutes enfilées par elle.

Chez un grand nombre d'*Urodèles*, les vertèbres restent aussi amphicœliques, mais leur corps s'est beaucoup développé, et la corde disparaît au centre de la vertèbre. De plus, le cartilage intervertébral lui-même se développe davantage, et resserre lui aussi la corde dorsale, qui présente alors deux sortes de constrictions : les unes intra-, les autres inter-vertébrales (fig. 476 C).

Enfin chez les *Urodèles* supérieurs (*Tritonium*, *Salamandrina*), le développement se complète; la corde dorsale est entièrement

(1) GEGENBAUR. *Unters. z. vergl. Anat. der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien*. Leipzig 1862. — WIEDERSHEIM M. J., B. III, 1877.

résorbée, aussi bien entre les vertèbres que dans le corps même des vertèbres (fig. 476 D); le cartilage intervertébral se divise en deux masses, dont chacune s'accole à la vertèbre adjacente. La moitié postérieure prend une forme sphérique, tandis que l'antérieure constitue une cavité articulaire. Considérée dès lors dans

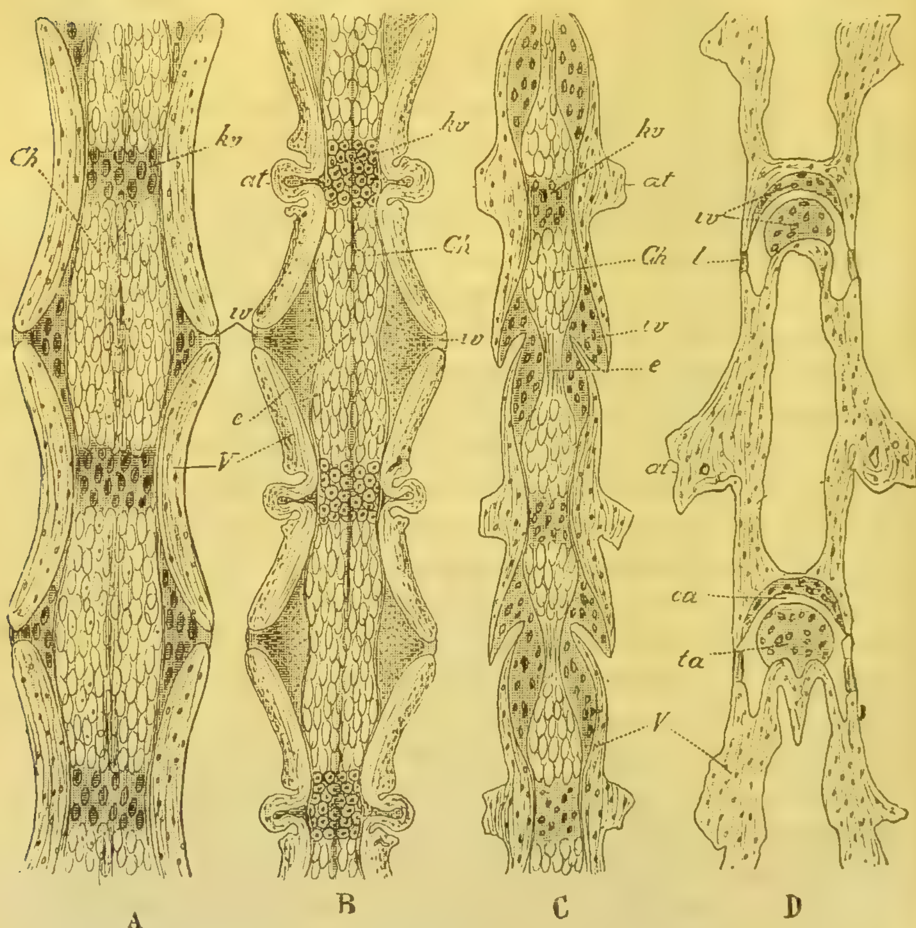


Fig. 476. — Vertèbres des Batraciens. — A, *Menobranchus lateralis*. — B, *Siredon mexicanus*. — C, *Gyrinophylus porphyreus*. — D, *Salamandrina perspicillata*. — *Ch*, notochorde; *e*, ses étranglements intervertébraux; *V*, corps des vertèbres; *at*, apophyses transverses; *kv*, cartilage intravertébral; *iv*, cartilage intervertébral; *l*, ligament intervertébral; *ta*, tête articulaire; *ca*, cavité articulaire (A, B, d'après Gegenbaur; C et D, d'après Wiedersheim).

son ensemble, la vertèbre présente en avant un condyle sphérique, en arrière une cavité. Elle est *opisthocœlique*. A l'intérieur des vertèbres se trouve une cavité qui se remplit de moelle.

Chez les *Anoures*, les vertèbres s'individualisent par le même processus; mais à part quelques exceptions (*Pipa*, *Pelobates*), la vertèbre est *procœlique*.

La corde dorsale persiste à l'intérieur des vertèbres bien plus

longtemps dans la partie intervertébrale, circonstance en opposition avec ce qui se passe chez les Urodèles.

ARCS VERTÉBRAUX DES BATRACIENS. — Les *arcs hémaux* n'existent que dans la région caudale des *Urodèles*. Ils sont rudimentaires partout ailleurs. Il n'en est pas de même des arcs neuraux, qui forment au-dessus du corps vertébral un anneau où passe la moelle épinière. Ils sont soudés au corps de la vertèbre, de façon à n'en plus paraître qu'une dépendance.

Enfin on voit apparaître pour la première fois des *apophyses transverses* nettes, destinées à porter les *côtes*. Elles paraissent naître fréquemment par deux racines, l'une attachée à l'arc neural, l'autre au corps de la vertèbre.

L'apparition de l'articulation des vertèbres entraîne la présence sur celles-ci de facettes articulaires. Elles sont très généralement placées sur les arcs supérieurs, une paire en avant, une en arrière, et s'imbriquent avec les facettes correspondantes des vertèbres voisines.

RÉGIONS DE LA COLONNE VERTÉBRALE DES BATRACIENS. — Si nous étudions maintenant la colonne vertébrale dans son ensemble, nous pourrons y distinguer, d'après la forme des vertèbres, quatre régions (fig. 480) :

1° Une portion *cervicale*, formée toujours par une seule vertèbre. Elle s'articule avec le crâne ; aussi sa forme se modifie, et elle prend la figure d'un simple anneau osseux. On l'a considérée longtemps comme homologue à l'atlas des Vertébrés supérieurs. Mais l'embryogénie montre que primitivement il existe deux vertèbres cervicales : la première se soude plus tard au crâne. Il ne reste alors que la seconde, qui doit être par suite homologuée à l'*axis* ou *épistrophée* des autres Vertébrés ;

2° La région *dorsale*, dont les vertèbres portent des apophyses transverses. Très nombreuses chez les *Gymnophiones*, elles sont au nombre de 12 à 14 chez les *Urodèles*, de 7 seulement chez tous les *Anoures*. Il n'existe pas encore de région lombaire bien nettement différenciée ;

3° La région sacrée, avec *une seule* vertèbre, portant une forte apophyse transverse ayant la forme d'une massue à bords cartilagineux, et servant à l'insertion des os iliaques ;

4° La *région caudale*, dont les vertèbres n'ont pas d'apophyses transverses, mais présentent des arcs inférieurs. Elles sont en général très nombreuses chez les *Urodèles*. Elles disparaissent à l'âge adulte chez les *Anoures* par un processus régressif. Toutefois les premières se disposent en un long stylet, et finissent par se souder en un seul os, le *coccyx*. Dans certains types (*Pipa*,

Bombinator), on voit encore dans la partie antérieure de ce stylet des rudiments des apophyses transverses et des trous de conjugaison.

C. Reptiles. — La colonne vertébrale des Reptiles se présente avec les caractères d'une haute différenciation. Sauf chez les *Rhynchocéphales* et les *Geckos*, parmi les *Sauriens*, où les vertèbres sont amphicœliques, et où la corde persiste sous forme de renflements intervertébraux, la corde dorsale disparaît, et le rachis est formé d'une série de vertèbres articulées, et bien séparées.

Ces vertèbres sont en général procœliques. Chez les *Chéloniens*, pour assurer une grande mobilité à la tête, existe une remarquable exception. Les vertèbres s'articulent d'une façon irrégulière, variable d'un individu ou d'une espèce à l'autre; tous les

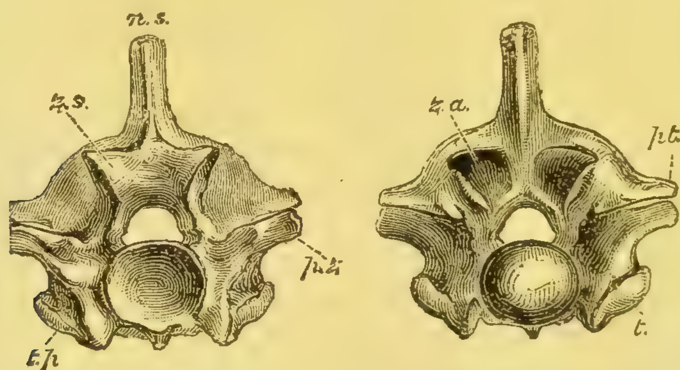


Fig. 477. — Vues antérieure et postérieure d'une vertèbre dorsale de *Python*. — *ns*, neurépine; *zs*, zygosphène; *za*, zygantrum; *tp*, apophyse transverse (Huxley).

types de vertèbres sont représentés, même des vertèbres à deux condyles.

Enfin, chez les *Crocodiliens*, les vertèbres sont planes et séparées par des disques cartilagineux intervertébraux, que nous retrouverons dans les classes plus élevées.

Arcs vertébraux. — Les arcs vertébraux, quoique ayant une origine distincte, sont intimement unis au corps. Chez les *Crocodiliens*, toutefois, la synostose n'est pas complète, et un disque cartilagineux sépare les deux parties.

Les arcs inférieurs n'existent que dans la région caudale, où ils forment un canal continu (*Crocodiliens*), ou interrompu (*Ophidiens*). Il ne faut pas confondre avec ces arcs des apophyses spiniformes qui existent sur la ligne médiane des vertèbres cervicales de beaucoup de Reptiles, et dont l'homologie est douteuse.

Les arcs supérieurs sont au contraire fort développés pour

protéger la moelle épinière. Les apophyses transverses naissent souvent par deux racines, comme chez les Batraciens (*Crocodiliens*, *Ophidiens*, *Ascalabotes*). Mais la racine supérieure tend à prendre la prédominance, et chez les *Lacertiens*, elle existe seule; l'apophyse transverse naît alors de l'arc neural.

Les vertèbres s'articulent par des facettes portées par des saillies transverses, les *apophyses articulaires* ou *zygapophyses*, comme cela aura lieu toujours chez les Amniotes (fig. 479, *4*). Dans quelques types (*Iguane*, *Ophidiens*), l'articulation est un peu plus compliquée. Outre les facettes précédentes, l'apophyse épineuse qui termine l'arc neural porte à sa partie antérieure une apophyse en forme de coin, le *zygosphène*, qui pénètre dans une cavité correspondante de l'apophyse épineuse de la vertèbre antérieure, le *zygantrum* (fig. 477).

Régions de la colonne vertébrale des Reptiles. — Considérée dans son ensemble, la colonne vertébrale des *Reptiles* présente les cinq parties que nous retrouverons désormais :

1° La *région cervicale*, formée d'un nombre variable de vertèbres, parmi lesquelles les deux premières, l'*atlas* et l'*axis*, seules présentes chez les Serpents, sont fortement modifiées pour supporter le crâne.

Chez la plupart des Reptiles, le corps des vertèbres cervicales est dépourvu d'arcs inférieurs, mais muni d'une épine ventrale médiane ; il est distinct des arcs neuraux. Il existe donc trois pièces. Chez les Crocodiles, une quatrième pièce, dont il est difficile de voir l'homologie, vient s'y ajouter. C'est une sorte d'éperon placé au-dessus des arcs neuraux, auxquels il est lié par un fibro-cartilage qui va s'attacher au crâne.

L'*axis*, nommé aussi *épistrophée*, présente, réunie à la partie antérieure de son corps par un ligament ou un cartilage, une apophyse, l'*apophyse odontoïde*, qui pénètre dans la lumière de l'atlas et va rejoindre la base du crâne. Cette apophyse est traversée par la corde dorsale. Il est juste de la concevoir comme représentant une portion du corps de l'atlas.

2° La *région dorsale*, qui porte les côtes, très développée chez les Serpents, où elle peut compter plus de 300 vertèbres ;

3° La *région lombaire* ;

4° La *région sacrée*, dont les vertèbres, toujours au nombre de 2, sont nettement distinctes l'une de l'autre, mais plus ou moins immobilisées ;

5° Enfin la *région caudale*, parfois fort longue. Chez les *Lacertiliens*, les vertèbres qui la composent offrent fréquemment une singularité remarquable. Elles sont divisées en deux parties par un septum mince cartilagineux. La vertèbre est rendue ainsi très fragile, et, lorsqu'un de ces animaux est saisi par la queue, celle-ci se rompt avec la plus grande facilité dans le milieu d'une vertèbre.

Cette différenciation des vertèbres est due au rôle variable que doivent jouer les diverses parties de la colonne vertébrale. Il n'est par suite pas étonnant de la voir s'effacer lorsque leur rôle spécial disparaît. C'est ainsi que chez les Serpents et les Amphisbènes, dépourvus de membres, la région sacrée et la région lombaire disparaissent.

Chez les *Chéloniens*, les arcs neuraux, comme les côtes, entrent dans la constitution, déjà étudiée (v. p. 838), de la carapace. Les vertèbres dorsales sont immobilisées. La région lombaire, dont le rôle est d'assurer la mobilité de la région moyenne de la colonne vertébrale, devient donc inutile et disparaît.

D. Oiseaux. — La colonne vertébrale des OISEAUX offre une très grande analogie avec celle des Reptiles. La corde dorsale disparaît toujours; les vertèbres s'ossifient complètement, et toutes leurs parties sont soudées.

Ces vertèbres s'articulent les unes aux autres. Si on considère la face antérieure de l'une d'entre elles, elle a la forme d'une selle concave de gauche à droite, convexe de haut en bas. Entre les vertèbres se trouvent des ménisques cartilagineux, restes des cartilages intervertébraux qui existaient chez les Batraciens. Au centre, ils présentent un orifice, reste du passage de la corde dorsale.

Les apophyses transverses naissent en général par deux branches, l'une partant de l'arc, l'autre du corps.

RÉGIONS DE LA COLONNE VERTÉBRALE. — Les cinq régions déjà nommées chez les Reptiles se retrouvent ici (fig. 478) :

1° Les *vertèbres cervicales* (*A B*), au moins au nombre de 8, peuvent s'élever à 23 (Oie).

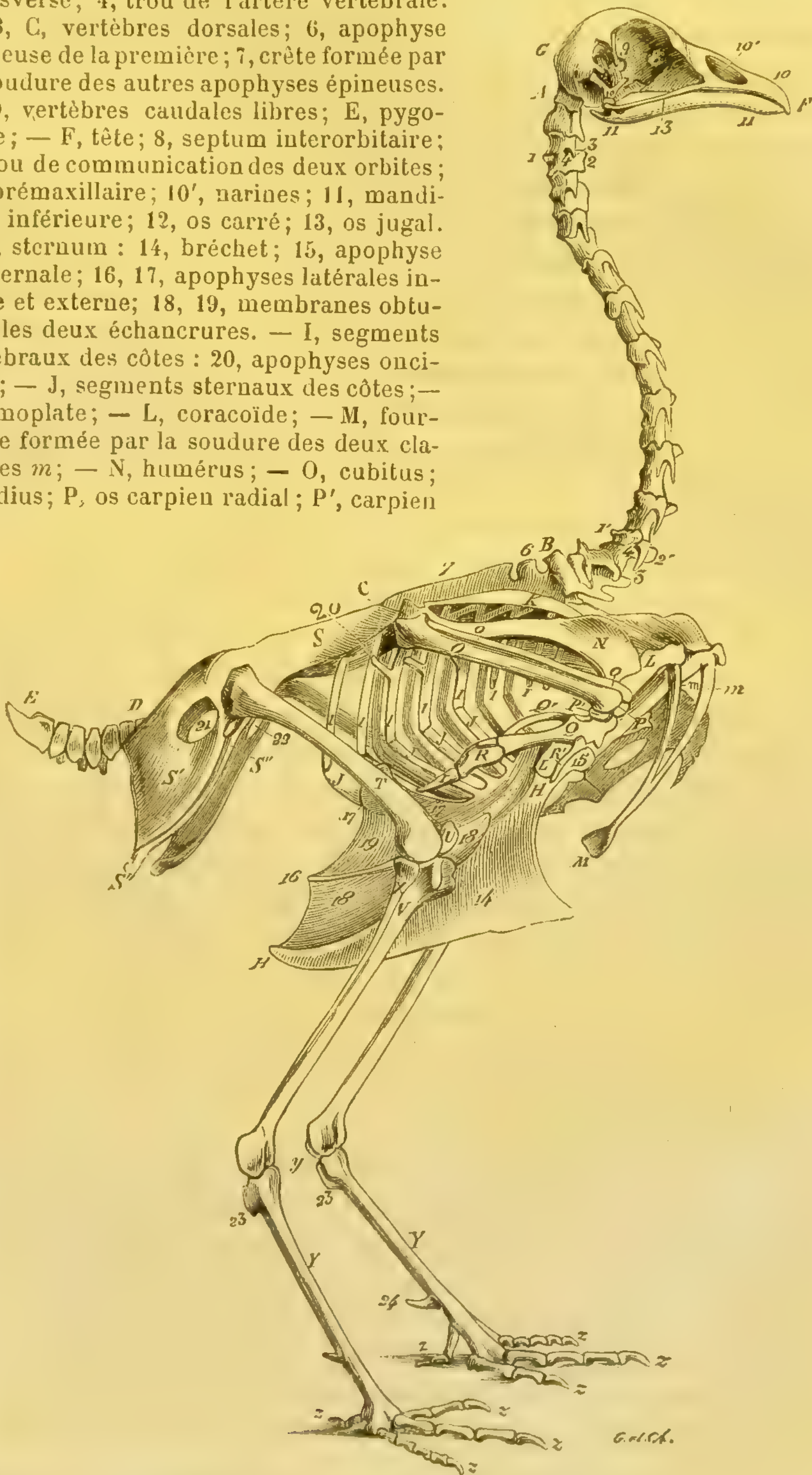
L'*atlas* a la forme d'un anneau, au milieu duquel passe l'apophyse odontoïde soudée à l'axis.

Les apophyses transverses des autres vertèbres cervicales sont entièrement soudées avec les côtes qu'elles portent, formant des apophyses styliformes (*3*) dirigées parallèlement à l'axe de la colonne vertébrale; entre la côte et l'apophyse transverse, tout contre le corps de la vertèbre, est ménagé un orifice, le *foramen transversarium*, où passent l'artère et la veine vertébrales, et le cordon nerveux sympathique.

Enfin, le corps présente à sa partie inférieure, comme chez beaucoup de Reptiles, une épine osseuse médiane, bifurquée à son extrémité (*2'*). Elle forme ainsi deux gouttières, limitées latéralement par les côtes, où passent les carotides.

2° Les *vertèbres dorsales* (*B C*), au nombre de 6 à 10, sont fort peu mobiles, et parfois s'ankylosent entre elles partiellement,

Fig. 478. — Squelette du Coq. — A, B, vertèbres cervicales; 1, apophyse épineuse; 2, apophyse inférieure; 3, apophyse styliforme de l'apophyse transverse; 4, trou de l'artère vertébrale. — B, C, vertèbres dorsales; 6, apophyse épineuse de la première; 7, crête formée par la soudure des autres apophyses épineuses. — D, vertèbres caudales libres; E, pygostyle; — F, tête; 8, septum interorbitaire; 9, trou de communication des deux orbites; 10, prémaxillaire; 10′, narines; 11, mandibule inférieure; 12, os carré; 13, os jugal. — H, sternum : 14, bréchet; 15, apophyse épisternale; 16, 17, apophyses latérales interne et externe; 18, 19, membranes obturant les deux échancrures. — I, segments vertébraux des côtes : 20, apophyses oncinées; — J, segments sternaux des côtes; — K, omoplate; — L, coracoïde; — M, fourchette formée par la soudure des deux clavicules *m*; — N, humérus; — O, cubitus; *o*, radius; P, os carpien radial; P′, carpien



ulnaire; QQ′, os du métacarpe; R, *r*, phalanges du grand doigt; R′, pouce; — S, ilion; S′, ischion; S″, pubis : 21, trou ovale; 22, trou sciatique; — T, fémur; — U, rotule; — V, tibia; — X, péroné; — *y*, os unique du tarse; — Y, tarso-métatarse : 23, apophyse représentant un métatarsien soudé; 24, apophyse supportant l'ergot; *z*, doigts (Chauveau).

notamment par leurs apophyses épineuses, qui se soudent en une crête dorsale continue (7);

3° Les *vertèbres sacrées* sont ankylosées de façon à former un os unique, le *sacrum*, servant à l'articulation des os iliaques. Dans l'embryon, il n'existe, comme chez les Reptiles, que 2 vertèbres sacrées. Mais plus tard, les vertèbres voisines appartenant aux autres régions se différencient et viennent s'adjoindre au sacrum, qui peut renfermer en définitive jusqu'à 23 vertèbres (Casoar). Les vertèbres lombaires notamment sont généralement toutes englobées dans le sacrum, si bien qu'il n'existe pas de véritable région lombaire. Ces vertèbres surajoutées peuvent porter le nom de *vertèbres sacrées secondaires*, en réservant le nom de *primaires* aux deux fondamentales.

Cette multiplicité des vertèbres sacrées existe déjà chez l'*Archæopteryx*, où on trouve 4 ou 5 vertèbres;

4° Les *vertèbres caudales* sont, chez l'*Archæopteryx*, nombreuses et articulées comme dans la queue d'un Lézard. Mais elles entrent en régression dans les Oiseaux actuels. Chez les *Ratites* seuls, les vertèbres caudales restent toutes libres et articulées. Dans tous les autres types, les vertèbres caudales antérieures (5 environ) sont seules libres (*D*) ; les dernières (environ 6) sont soudées en un os allongé, le *pygostyle* (*E*), où s'attachent les plumes de la queue.

E. Mammifères. — Les vertèbres des MAMMIFÈRES diffèrent de ce que nous avons vu jusqu'ici. Les cartilages intervertébraux, au lieu de se diviser, comme chez les Reptiles et les Oiseaux, en deux parties qui s'unissent aux vertèbres adjacentes, restent indépendants et produisent des disques intervertébraux, séparant les vertèbres; les corps des vertèbres ne sont donc pas articulés entre eux; leurs faces antérieures et postérieures sont planes ou très légèrement concaves ; mais il existe des apophyses articulaires, les *zygapophyses*, articulant les arcs neuraux à ceux des vertèbres voisines (fig, 479, *4*).

La corde dorsale disparaît très vite au milieu de chaque vertèbre, mais elle persiste plus longtemps dans les disques, et s'y rencontre toute la vie avec des modifications plus ou moins profondes.

Toutes les pièces accessoires sont complètement soudées et ne font qu'un avec le corps.

RÉGIONS DE LA COLONNE VERTÉBRALE. — 1° Les *vertèbres cervicales* sont *constamment au nombre de 7* (1), même dans les

(1) Les seules exceptions sont : le Lamantin et le *Bradypus didactylus* où il y a 6 vertèbres cervicales, le *Br. torquatus*, où il y en a 8, et le *Br. pallidus*, qui en a 9.

espèces à long cou, comme la Girafe. Leurs apophyses transverses sont soudées aux côtes, de façon qu'il persiste entre ces deux parties, près du corps de la vertèbre, un orifice où passent l'artère et la veine vertébrales.

L'atlas et l'axis sont bien développés; celui-ci porte une apophyse odontoïde, qui passe à travers l'atlas, et va jusqu'au crâne, auquel elle sert de pivot. C'est en réalité l'atlas qui tourne autour de cet axe, et entraîne la tête dans son mouvement.

Par exception, les vertèbres cervicales sont peu mobiles chez les *Cétacés*, où leurs corps peuvent même se souder (1). De plus, comme la tête n'est pas susceptible de mouvements, l'apophyse odontoïde disparaît.

2° Les *vertèbres dorsales* sont en nombre variable; si toutefois

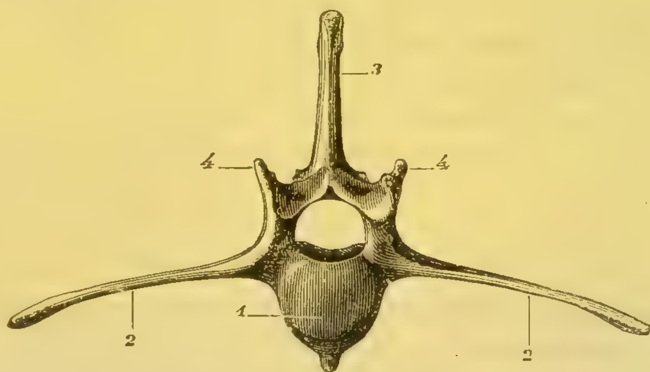


Fig. 479. — Vertèbre lombaire d'Ane. — 1, corps; 2, apophyses transverses soudées aux côtes; 3, apophyse épineuse; 4, apophyses articulaires.

on leur adjoint les *vertèbres lombaires*, le nombre ainsi obtenu est un peu plus constant; il est d'à peu près 20 (minimum : 14 chez le Tatou; maximum : 30 chez le Daman).

Les apophyses transverses naissent ici par une seule racine, soit de l'arc neural pour les vertèbres dorsales, soit du corps pour les vertèbres lombaires.

Les apophyses épineuses sont énormément développées. Elles servent d'attache à un ligament qui s'insère d'autre part sur les apophyses épineuses des vertèbres cervicales, et sur l'occipital. C'est le *ligament cervical* qui soutient la tête et qui est particulièrement développé chez les animaux à tête lourde;

3° Les *vertèbres sacrées* primaires sont au nombre de 2, et elles forment seules le sacrum chez les Marsupiaux. Mais il s'y adjoint, chez les Placentaires, des vertèbres secondaires, le plus

(1) Il en est de même chez les Tatous, les Glyptodons, et les Rats-Taupes du genre *Siphne*.

souvent 2; le nombre des vertèbres sacrées peut d'ailleurs s'élever davantage, notamment chez les *Édentés*, où on en trouve jusqu'à 9. Ces vertèbres sont en général soudées en un seul os, le *sacrum;* mais on peut toujours reconnaître assez facilement leur existence.

Chez les *Cétacés*, les vertèbres sacrées ne sont pas différenciées, et les vertèbres lombaires passent peu à peu aux vertèbres caudales. Cela s'explique par la disparition des membres postérieurs, en vue desquels le sacrum s'est constitué;

4° Les *vertèbres caudales* sont de beaucoup les plus variables en nombre. Chez le Pangolin (*Manis longicaudata*) il en existe 46. Par contre, elles peuvent se réduire énormément. Chez l'Homme par exemple et chez les Anthropoïdes, il y en a 3 ou 4, rudimentaires, qui se soudent en un seul os, le *coccyx*.

Les vertèbres caudales antérieures ont la configuration ordinaire; les arcs neuraux sont bien développés, et dans les cas où la queue devient un important organe locomoteur, les arcs hémaux le sont également (*Cétacés*, *Kanguroo*). Les dernières caudales sont au contraire rudimentaires et souvent réduites à leur corps.

2. — Côtes.

Des appendices osseux, les *côtes*, viennent en général s'articuler avec les vertèbres.

On les a décrites souvent comme des formations analogues aux arcs vertébraux. Il n'en est rien. Leur développement montre qu'elles sont intimement liées aux plaques musculaires; elles se développent dans le tissu conjonctif des cloisons intermusculaires, et ne viennent s'attacher que plus tard au rachis, soit aux arcs supérieurs, soit aux arcs inférieurs. Elles correspondent à ce que nous avons appelé les *myocommes* chez l'*Amphioxus*, et sont tout simplement des produits de chondrification et d'ossification des cloisons conjonctives intermusculaires.

Primitivement, elles s'étendent dans toute la longueur de la colonne vertébrale, et, même chez les Mammifères, on en trouve des rudiments attachés à toutes les vertèbres, sauf dans la région coccygienne (Hertwig). Elles ne persistent intégralement que chez les Poissons; dans les types plus élevés, elles se développent surtout dans la région dorsale, où elles constituent des os indépendants dont l'ensemble est la cage thoracique. C'est leur présence qui différencie le plus complètement cette région de la région lombaire. Dans les autres régions, elles se soudent au corps, dont elles semblent faire partie intégrante.

A. Poissons. — Au point de vue ontogénique comme au point de vue phylogénique, les côtes passent par trois états : l'état fibreux, l'état cartilagineux, l'état osseux.

Le premier état se rencontre dans les CYCLOSTOMES et les HOLOCÉPHALES, où les côtes ne sont représentées que par des tractus fibreux qui s'attachent à la couche squelettogène.

Chez les autres SÉLACIENS, les côtes sont des tiges cartilagineuses toujours très courtes, placées latéralement et qui viennent s'articuler avec les arcs inférieurs.

Chez les GANOÏDES , elles se soudent même avec ceux-ci, au moins dans la région caudale, et contribuent à former le canal hémal, où passe la veine caudale. Il résulte de là que ce canal, malgré sa disposition en apparence identique, n'est pas tout à fait homologue chez les Ganoïdes et chez les Sélaciens, où il est uniquement formé par les hémapophyses.

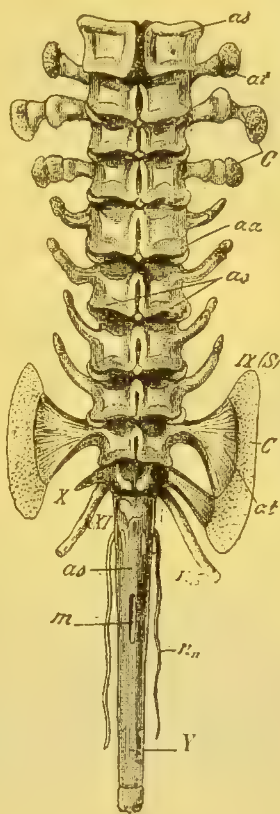


Fig. 480. — Colonne vertébrale d'un *Bombinator igneus* presque complètement développé (les 4/5 de sa longueur définitive).—*as*, arcs supérieurs; *aa*, apophyses articulaires; *at*, apophyses transverses; *C*, côtes; *IX*(*S*), vertèbre sacrée; *X*, *XI*, 10e et 11e vertèbres; *Y*, coccyx; *m*, canal neural; n^{10} et n^{11}, 10e et 11e paires de nerfs (GÖTTE).

Les TÉLÉOSTÉENS, à quelques exceptions près (*Lophobranches*, *Plectognathes*, Baudroie, Fistulaire, etc.), ont des côtes osseuses, articulées, mais non confondues avec les apophyses hémales. Elles sont surtout développées dans la région moyenne du corps ; mais le plus souvent elles existent jusqu'au voisinage du crâne. A mesure qu'on avance vers la queue, elles diminuent, et finissent par disparaître.

En aucun cas, elles ne forment un cercle complet, en se soudant à la ligne ventrale médiane, soit entre elles, soit à un os impair.

Très fréquemment les aponévroses qui partent des côtes s'ossifient en minces stylets osseux qui semblent former des côtes surnuméraires. Ce sont les *arêtes*. Chez certains Poissons (*Hareng*) de pareils stylets peuvent partir aussi du corps et des arcs neuraux des vertèbres.

B. Batraciens. — Chez les Batraciens, les côtes sont en relation avec les apophyses transverses. Sauf l'atlas, toutes les vertèbres peuvent en porter. C'est ce qui a lieu chez les *Gymnophiones* et en partie aussi chez les *Urodèles.* Dans ce groupe, elles sont bien développées dans la partie antérieure du tronc. De même que les apophyses transverses, elles prennent naissance par deux racines, s'articulant chacune à une des racines de l'apophyse transverse. Elles sont formées par l'union de deux tronçons, l'un court, dorsal, l'autre plus long, ventral.

Jamais d'ailleurs les côtes n'atteignent la ligne médiane ventrale; elles constituent toujours une cage thoracique fort incomplète.

Chez les *Anoures*, elles sont encore bien plus rudimentaires. Elles se soudent en général à l'extrémité de l'apophyse transverse, et font corps avec elle (fig. 480, *C*). Il n'y a donc pas de côtes proprement dites. Rarement (*Discoglossus pictus*) on peut voir le cartilage d'articulation.

C. Vertébrés allantoïdiens. — Chez les Vertébrés allantoïdiens, les côtes sont surtout développées dans la région thoracique. Elles ne conservent leur individualité que là. Elles offrent d'ailleurs un grand développement. Les premières s'unissent à un os médian et ventral, le *sternum;* ce sont les *vraies côtes;* les autres (*fausses côtes*) s'y joignent indirectement ou restent flottantes au milieu des muscles. Quoi qu'il en soit, il se constitue ainsi une *cage thoracique* dont les mouvements permettent la dilatation ou la contraction de la cavité intérieure.

Les poumons étant logés dans cette cavité, ces mouvements ont pour résultat d'assurer l'entrée ou la sortie de l'air dans ces organes.

D'une manière générale, les côtes cervicales existent partout. Mais elles sont peu développées et se soudent aux apophyses transverses. C'est donc par l'union des apophyses transverses et des côtes qu'est formée l'arcade dont l'orifice, le *trou vertébral* ou *foramen transversarium*, donne passage à l'artère vertébrale.

Originairement, les côtes elles-mêmes ont deux racines, l'une articulée au corps, l'autre à l'apophyse transverse. Mais en général la racine correspondant à l'apophyse transverse se réduit beaucoup, et il n'en reste d'autre trace qu'une facette articulaire, placée au sommet d'un *tubercule.*

Quelquefois même, les deux facettes articulaires se rapprochent l'une de l'autre au point de se confondre à l'extrémité de la côte d'une part, de l'autre au point d'union du corps et de l'apophyse transverse.

Les vraies côtes sont généralement formées de deux segments : un segment vertébral et un segment sternal, qui s'articulent l'un à l'autre. Le premier est le plus souvent complètement ossifié, le second reste plus ou moins formé de cartilage hyalin ou calcifié (fig. 482).

Caractères particuliers des côtes chez les divers groupes de Vertébrés allantoïdiens. — Les *Rhynchocéphales* ont conservé un type très primitif : leurs côtes ne possèdent qu'une racine, les côtes cervicales seules montrent l'indice de la seconde. Mais chacune d'elles porte, sur son segment vertébral, une apophyse, dirigée en arrière parallèlement à l'axe du corps, et allant s'articuler à la côte suivante. Nous retrouverons cette *apophyse oncinée* chez les Crocodiliens et les Oiseaux.

Chez les *Serpents*, les vertèbres sont très uniformes dans toute l'étendue

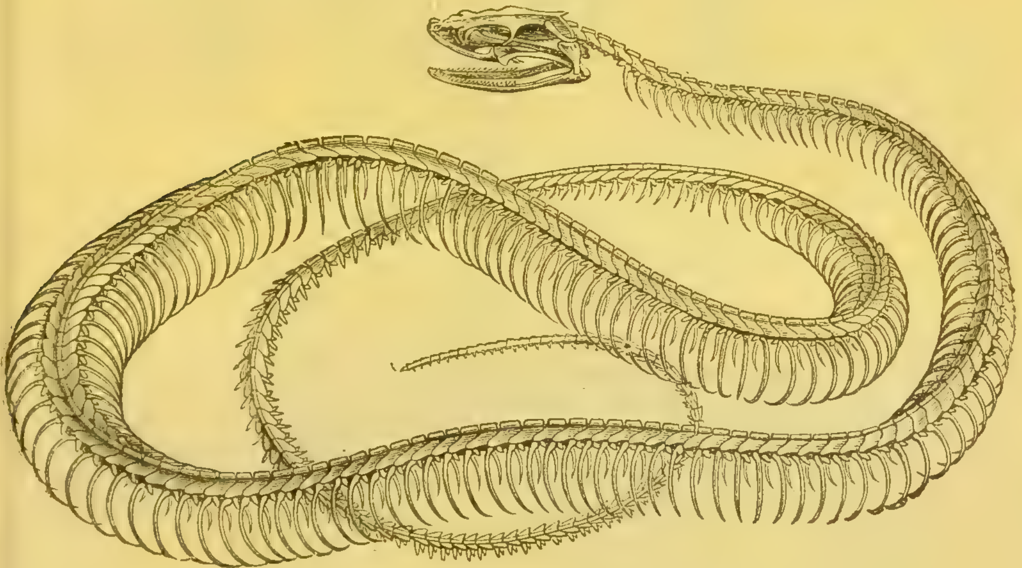


Fig. 481. — Squelette de *Tropidonotus natrix* (Duvernoy).

de la colonne vertébrale. Sauf les deux cervicales uniques, toutes les vertèbres en sont pourvues, et elles se rattachent à deux types distincts. Les côtes dorsales sont à peu près toutes de même longueur et de même forme. Elles ne sont pas bifurquées à leur base, mais ont une facette articulaire pour l'apophyse transverse. Elles ne sont jamais réunies ventralement, le sternum n'existant pas. Brusquement, aux vertèbres caudales, les côtes deviennent très courtes et se fusionnent avec les apophyses transverses pour former les *prolongements latéraux*.

Les *Sauriens* nous offrent des caractères identiques au point de vue de la forme et de l'articulation des côtes. Mais il existe ici des côtes cervicales. Trois ou quatre des côtes dorsales s'unissent au sternum, puis viennent les fausses côtes ; dans quelques types (*Gecko*, *Caméléon*, *Scincoïdes*), ces dernières se soudent sur la ligne médiane de façon à former un cercle osseux complet.

Chez les *Chéloniens*, les côtes thoraciques se soudent avec les plaques costales de la carapace ; mais on peut les y suivre histologiquement, et souvent leur extrémité distale dépasse ces plaques pour venir se terminer aux plaques marginales.

Chez les *Crocodiliens* (fig. 482), toutes les vertèbres cervicales portent des

côtes, y compris l'atlas et l'axis; ces deux premières côtes sont même les plus développées; ce sont les seules qui naissent par une racine; toutes les autres en ont deux, et ménagent par suite un *foramen transversarium*. Neuf côtes chez les *Crocodilus*, huit chez les *Alligator* atteignent le sternum. Chacune d'elles porte sur son segment vertébral une apophyse oncinée horizontale (*Pu*), la reliant à la côte suivante, comme nous l'avons déjà vu chez l'*Halteria*.

Les Oiseaux présentent à peu près les mêmes dispositions que les Crocodiliens. Les 3 ou 4 dernières côtes cervicales sont déjà mobiles. Il existe de 5 à 10 vraies côtes, dont les deux segments sont en général ossifiés. Il n'y a pas de véritables fausses côtes.

Les côtes des Mammifères ne demandent qu'une courte étude : les côtes cervicales ont peu de développement; elles ont la structure indiquée plus haut et sont soudées à l'apophyse transverse. Les côtes thoraciques ont avec les vertèbres deux articulations, à quelques exceptions près (*Monotrèmes*,

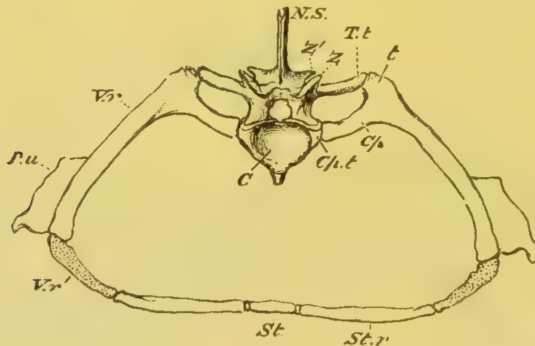


Fig. 482. — Segment du squelette dans la région thoracique d'un Crocodile. — *C*, corps de la vertèbre ; *Cpt*, tête pour l'articulation de la côte; *Tt*, apophyse transverse; *Z*, *Z'*, apophyses articulaires (zygapophyses) antérieures et postérieures; *NS*, apophyse épineuse; *Cp*, capitulum de la côte ; *t*, son tuberculum ; *Vr*, son segment vertébral ; *Str*, son segment sternal ; *Vr'*, partie intermédiaire restée cartilagineuse; *Pu*, apophyse oncinée; *St*, sternum (Huxley).

où les côtes ne s'articulent qu'avec le corps ; *Cétacés*, dont les dernières côtes s'articulent seulement avec l'apophyse transverse). Elles se divisent en vraies côtes et fausses côtes, ces dernières moins nombreuses (sauf chez les Cétacés). Chez le *Myrmecophaga didactyla*, les côtes sont si larges qu'elles se rejoignent presque les unes les autres.

Enfin, dans la région lombaire, les apophyses transverses doivent être en réalité considérées comme résultant de la fusion des côtes et des vraies apophyses. C'est ce que montrent à la fois l'embryogénie et la tératologie.

La première côte lombaire se développe parfois au point de simuler une treizième côte.

3. — Sternum.

On désigne sous le nom de *sternum* un os impair et médian placé à la partie antérieure de la région thoracique, et en relation avec la ceinture scapulaire et les côtes.

Au point de vue morphologique, on doit le considérer comme une dépendance des côtes thoraciques. Chez un embryon humain de 3 centimètres, les côtes d'un même côté sont unies entre

elles, près de la ligne médio-ventrale, par une bandelette cartilagineuse. Les deux bandelettes, d'abord reliées par des ligaments, entrent ensuite en connexion et se soudent d'avant en arrière Elles constituent alors le sternum (Ruge).

Le sternum n'existe pas chez les Poissons, où aucune côte n'atteint la ligne médiane. Chez les Batraciens, on désigne sous le nom de *sternum* une plaque ventrale, cartilagineuse chez les *Urodèles*, mi-partie cartilagineuse et osseuse chez les *Anoures*,

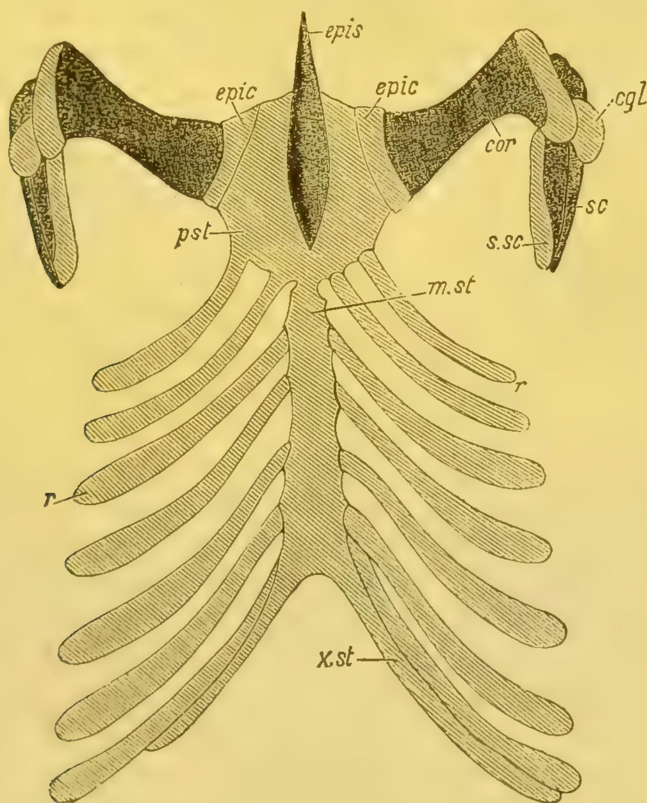


Fig. 483. — Ceinture scapulaire et sternum de *Crocodilus acutus*, Cuv. — *pst*, præsternum, ou sternum proprement dit; *mst*, ligament calcifié prolongeant le sternum (mesosternum); *xst*, xiphisternum, extrémité bifurquée du ligament; *epis*, episternum; *sc*, scapulum = omoplate; *s.sc*, suprascapulum; *cor*, coracoïde; *epic*, épicoracoïde; *cgl*, cavité glénoïde (Parker).

attachée en arrière de la ceinture scapulaire. On a émis des doutes sur la nature sternale de cette pièce, et on a voulu la considérer comme une simple dépendance de la ceinture scapulaire, au même titre que l'*épisternum* (fig. 515). D'après Gegenbaur, elle est due au contraire à la coalescence des portions distales des côtes entrées plus tard en régression. Quoi qu'il en soit, cette pièce, à l'état adulte, n'est pas atteinte par les côtes.

Le sternum des Amniotes, à l'état complet de développement, semble au contraire plus particulièrement faire partie du

squelette rachidien. Sauf chez les *Ophidiens*, les *Chéloniens* et quelques Amphisbènes, il existe chez tous les Amniotes, et il semble bien devoir être considéré comme une dépendance des côtes.

Chez les *Sauriens*, le sternum rappelle celui de beaucoup d'Urodèles, ce qui donnerait raison à l'opinion de Gegenbaur. Il se présente comme une plaque quadrangulaire dont les bords supérieurs présentent une fente pour recevoir les pièces épicoracoïdes de la ceinture scapulaire, tandis que les bords inférieurs sont en continuité avec les cartilages sternaux de trois ou quatre paires de côtes. Son angle postérieur se prolonge en un appendice cartilagineux simple ou double, l'*appendice xiphoïde*, qui peut recevoir lui aussi l'insertion de côtes (fig. 516).

Chez les *Crocodiliens* (fig. 483), le sternum a la même forme et est disposé de la même façon relativement aux épicoracoïdes. Mais il ne porte que deux paires de côtes. Les autres s'attachent à un appendice fibreux calcifié (*m. st*) qui continue inférieurement le sternum. Il n'est qu'une différenciation de la ligne blanche, par laquelle se soudent les muscles latéraux. Inférieurement, cet appendice se divise bientôt en deux cornes dans la région abdominale. Ces deux cornes (*x. st*) sont, elles aussi, reliées à des côtes, de sorte qu'il existe des *vraies côtes abdominales*, mais ces côtes, assez réduites, n'atteignent pas la colonne vertébrale.

Chez les Oiseaux, le sternum est bien plus différencié; c'est un os volumineux, nettement distinct des côtes, et formant une large plaque rectangulaire recourbée, plus ou moins fortement échancrée suivant les ordres. Il présente sur sa face ventrale une saillie médiane, la *carène*, qui permet aux muscles pectoraux, insérés au sternum, de prendre plus de développement, pour donner à l'aile plus de puissance. Aussi est-elle d'autant plus développée que les Oiseaux sont meilleurs voiliers. Elle manque complètement chez les Coureurs, où le sternum est plat. On les désigne sous le nom de *Ratites*, par opposition aux premiers, les *Carinates* (fig. 478).

Le sternum des *Ratites* se rapproche d'ailleurs beaucoup plus de celui des Reptiles, par la fente antérieure, où sont reçus les coracoïdes, et par l'appendice médian postérieur. Les angles postérieurs sont eux-mêmes prolongés par des appendices assez considérables, les *processus abdominaux* du sternum.

C'est chez les Mammifères que les rapports du sternum avec les côtes apparaissent le plus nettement. Il est divisé par articles (de 4 à 13), quelquefois mobiles (*Édentés*), mais en général à peu près immobilisés. Souvent même ces articles se soudent plus ou

moins complètement. Le premier, outre les côtes, reçoit l'insertion des clavicules et, chez les *Monotrèmes*, des coracoïdes.

Chez les Chauves-Souris et chez la Taupe, une crête sternale analogue à celle des Oiseaux se développe, pour donner plus de force aux membres antérieurs.

En résumé, toutes ces parties appendiculaires du squelette du tronc, côtes, sternum, etc., ne sont autre chose que les résultats de l'ossification des cloisons conjonctives décrites chez l'Amphioxus, et qui séparent, chez cet animal, les myomères les uns des autres. Ce sclérome, si complet et si uniforme dans ce Protovertébré, où il reste à l'état fibreux, semble se réduire à mesure qu'on s'élève dans la série. Mais cette régression, quelque réelle qu'elle soit en fait, est moins accentuée quand on examine les choses à un point de vue philosophique.

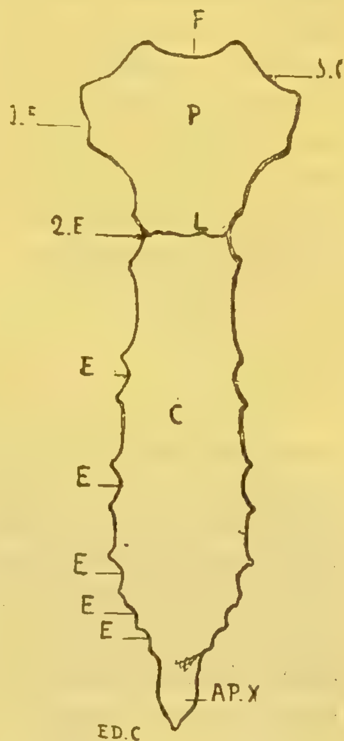


Fig. 484. — Sternum de l'Homme ; P, manubrium ; C, corps ; AP.X, appendice xiphoïde ; SC, articulation de la clavicule ; E, insertion des 7 côtes.

A mesure que le squelette s'ossifie et s'individualise, on tend à ne prendre en considération que les portions devenues osseuses, en négligeant les parties du sclérome restées fibreuses. En agissant ainsi, on méconnaît les principes que nous avons posés au début de ce chapitre, relativement à l'unité morphologique du sclérome et à l'identification des divers tissus qui entrent dans sa composition.

Si, au contraire, on porte son attention sur l'ensemble des tissus scléreux, l'unité de plan de composition apparaît plus nette : les côtes, le sternum, les aponévroses intermusculaires du tronc forment un vaste système tout à fait comparable dans les divers types d'une extrémité à l'autre de la série, et dont des parties fort diverses peuvent se chondrifier ou s'ossifier. Les modifications, en apparence profondes, qui résultent de l'absence ou de la présence d'un sternum, de son développement plus ou moins grand et de ses connexions variables, apparaissent alors comme tout à fait superficielles et sans valeur morphologique ; elles se réduisent à de simples modifications histologiques, sans

rien changer à la morphologie et au plan de structure. Elles sont donc tout à fait secondaires.

§ 3. — *Squelette de la tête.*

Le squelette de la tête des Vertébrés peut se diviser, d'une manière générale, en deux parties :

1° Le *crâne*, qui est en connexion étroite avec le cerveau. Au point de vue physiologique, et, nous le montrerons plus tard, au point de vue morphologique, il est comparable, au moins en partie, au squelette rachidien. Il protège le cerveau, comme ce dernier protège la moelle épinière. Nous allons voir qu'il affecte aussi les mêmes rapports que les vertèbres avec la corde dorsale. Mais le crâne se complique par l'addition de parties surajoutées, destinées à la protection des centres nerveux et des organes sensoriels, et qui viennent se souder aux parties fondamentales, continuant l'axe rachidien.

2° Le *squelette viscéral*, qui est attaché au-dessous du crâne, et est constitué par une série de pièces appendiculaires, qui soutiennent la partie antérieure de la paroi du tube digestif; elles sont en rapport avec la bouche d'une part, avec l'appareil respiratoire d'autre part.

Développement. — L'histoire du crâne comprend trois périodes, correspondant à trois états histologiques distincts :

I. Crane membraneux. — Comme on le verra plus loin, le cerveau est constitué à l'origine par un ensemble de trois *vésicules*, séparées l'une de l'autre par des étranglements, et faisant suite au tube rachidien. Dans le voisinage de cet encéphale primitif, l'épithélium externe produit trois invaginations, qui vont au-devant du cerveau, et se transforment en vésicules closes. Ce sont les vésicules sensorielles (*v. olfactives, v. optiques, v. auditives*), qui entrent en connexion avec des diverticules émanant des vésicules cérébrales.

A cet état, les parties que nous venons d'énumérer sont entourées de mésoderme non encore différencié. Ce mésoderme constitue une membrane enveloppe, qui est le premier état du crâne, le *crâne membraneux*.

La partie antérieure de la notochorde pénètre dans cette membrane, au-dessous du cerveau, et s'y continue sur une certaine longueur. Elle se termine au point où se formera plus tard la selle turcique, au-dessous de l'hypophyse.

II. Crane cartilagineux. — Dans cette membrane mésodermique, vont se former des plaques de cartilage hyalin. Elles se

montrent dans la portion ventrale, au-dessous du cerveau (fig. 485). Deux d'entre elles, les *parachordes* (*pa. ch*), sont placées au niveau de la corde dorsale, à droite et à gauche de celle-ci; deux autres sont en avant, ce sont les *trabécules* (*tr*). Ces dernières, écartées l'une de l'autre, circonscrivent un espace désigné sous le nom d'*espace pituitaire* (*inf*).

En même temps, autour des vésicules sensorielles, se forment des capsules cartilagineuses, qui sont par suite au nombre de six (*ol*, *e*, *au*) et qui sont, au début, tout à fait indépendantes des parties précédentes.

Un peu plus tard, les trabécules s'unissent aux parachordes, puis chacune des parties s'unit à sa congénère, en commençant par la région postérieure, et l'ensemble constitue un plancher continu qui supporte le cerveau.

La corde dorsale (*nc*) pénètre dans la partie postérieure de cette plaque, qui, dans cette région, porte le nom de *plaque basilaire*. Elle correspond chez l'adulte à la région occipito-sphénoïdale. Cette plaque basilaire est disposée autour de la notochorde de la même manière que la couche squelettogène, aux dépens de laquelle se forment, dans le rachis, les arcs neuraux et les corps des vertèbres; mais on n'y distingue jamais de segmentation.

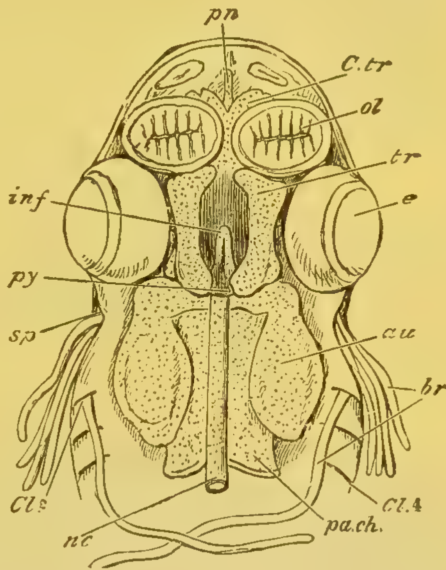


Fig. 485. — Tête d'un embryon de *Scyllium canicula*. — Vue de la face supérieure de la base du crâne, après l'enlèvement des organes contenus dans la boîte crânienne : *nc*, notochorde; *pa.ch*, parachordes; *tr*, trabécules; *ctr*, cornes des trabécules; *inf*, infundibulum; *py*, hypophyse; *pn*, cartilage prénasal; *au*, capsule auditive; *e*, œil; *ol*, capsule nasale; *sp*, évent; *br*, branchies externes; Cl_2, Cl_4, 1re et 3e fentes branchiales (Parker).

Rappelons que c'est aussi le cas dans le rachis, au début du développement. L'espace pituitaire reste vide de cartilage; il est occupé par du tissu indifférent, où viendront se loger l'*hypophyse* et l'*infundibulum*.

Quant aux trabécules, elles se sont aussi soudées en une plaque unique, qui se prolonge en avant dans la région nasale, et qui, dans certains cas (Téléostéens, Reptiles sauf *Ophidiens*, Oiseaux), présente, à sa partie supérieure, une crête verticale destinée à former le *septum interorbitaire*.

Le crâne jusqu'ici n'a été qu'un support pour le cerveau, il va maintenant devenir un organe de protection. A cet effet, les bords de la plaque se soulèvent, de façon à donner à l'ensemble l'aspect d'une sorte de cuvette, contenant le cerveau (fig. 486). A la partie postérieure de la plaque basilaire, le mouvement se continue, et il se forme, autour de la moelle allongée, un anneau complet, l'*anneau occipital*. Mais, en général, la partie antérieure ne forme pas, au-dessus du cerveau, une voûte complète. La boîte crânienne cartilagineuse reste ouverte, le plafond ne se forme pas. Ce n'est que dans des cas fort rares, chez les *Sélaciens* par exemple, que la boîte se clôt entièrement. En même temps que se déroule ce processus, les capsules sensorielles olfactives et auditives se re-

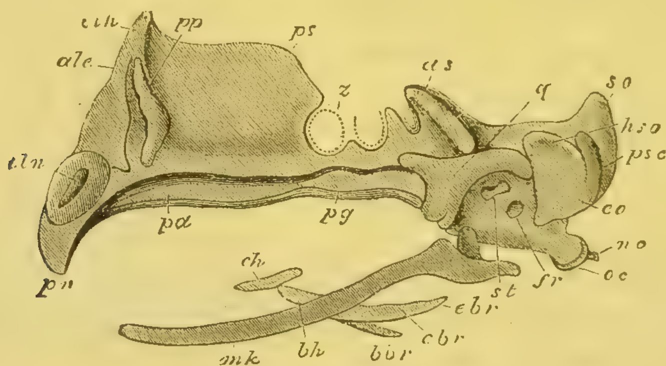


Fig. 486. — Vue latérale du crâne cartilagineux d'un Poulet, au septième jour de l'incubation. — *pn*, cartilage prénasal; *aln*, cartilage alinasal; *ale*, cartilage aliethmoïde; *eth*, ethmoïde; *ps*, présphénoïde ou septum interorbitaire; *z*, nerf optique; *as*, alisphénoïde; *q*, carré; *pa*, palatin; *pg*, ptérygoïde; *st*, étrier; *fr*, fenêtre ronde; *so*, sus-occipital; *eo*, exoccipital; *oc*, condyle occipital; *nc*, notochorde; *mk*, cartilage de Meckel; *ch*, cérato-hyal; *bh*, basi-hyal; *ebr*, *cbr*, *bbr*, épi-, cérato- et basi-branchial (Parker).

lient davantage au cartilage crânien, et d'autant plus intimement que l'animal est plus élevé en organisation. L'incorporation est particulièrement complète pour les capsules auditives, qui finissent par faire absolument corps avec le crâne. Les capsules oculaires restent au contraire indépendantes, et ce sont elles qui forment les sclérotiques cartilagineuses.

III. Crane osseux. — Le crâne reste à l'état cartilagineux chez un certain nombre de types (*Cyclostomes*, *Sélaciens*, *Chondroganoïdes*). Mais dans les groupes supérieurs, il s'ossifie plus ou moins complètement, et l'ossification est d'autant plus complète que le type est plus élevé. Avant d'entrer dans l'étude de cette période, nous devons examiner le squelette du système viscéral.

Squelette viscéral. — Le squelette viscéral est phylogénétiquement plus ancien que le crâne. Nous l'avons rencontré chez

l'*Amphioxus*, où il présente un remarquable développement. Il y est constitué par une nombreuse série d'arceaux cartilagineux, allant de la région dorsale à la région ventrale, en suivant les parois du corps.

Chez les Vertébrés, le système est plus réduit. Il n'existe plus que sept arcs viscéraux, qui sont d'autant moins développés qu'ils sont placés plus en arrière (fig. 487).

Le premier, qu'on nomme *arc mandibulaire* ou *arc oral* (*Mn*), limite la bouche. Il est en général adapté à la préhension des aliments.

Les autres arcs sont les *arcs post-oraux*. Le premier d'entre eux, ou second arc viscéral (*Hy*), est l'*arc hyoïdien*, nommé aussi *arc ostéo-lingual* à cause de ses relations avec la langue. Les cinq

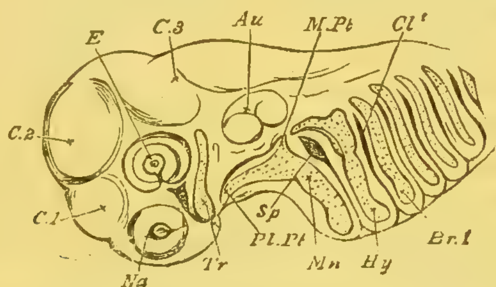


Fig. 487. — Tête d'un embryon de Raie de 34 millimètres. — C_1, C_2, C_3, les trois vésicules cérébrales; *Tr*, trabécules; *Au*, capsule auditive; *E*, œil; *Na*, capsule nasale; *Mn*, pièce mandibulaire (cartilage de Meckel); *M.Pt*, pièce métaptérygoïde; *Pl.Pt*, pièce palato-ptérygoïde (palato-carrée) de l'arc mandibulaire; *Hy*, arc hyoïdien; Br_1, premier arc branchial; *Sp*, évent; Cl_1, première fente branchiale (PARKER).

derniers arcs viscéraux, entre lesquels s'ouvrent les fentes branchiales, portent le nom d'*arcs branchiaux* (*Br*).

Ces arcs sont d'abord continus, et formés d'une baguette latérale légèrement arquée; deux arcs symétriques sont réunis au côté ventral par une pièce impaire, la *pièce basibranchiale* ou *copula*. A un stade plus avancé du développement, ils se divisent de façon à former quatre segments au maximum; énumérons-les de haut en bas : le segment supérieur ou *pharyngo-branchial* est attaché à la base du crâne; puis viennent l'*épibranchial* et le *cératobranchial*, le plus grand des quatre segments, enfin l'*hypobranchial*, qui est en rapport avec le segment *basibranchial* ventral et impair. Il arrive quelquefois que tous les basibranchiaux se soudent pour former un seul os impair, allongé dans toute la longueur du système viscéral.

Les deux premiers arcs, d'abord semblables aux arcs branchiaux, subissent par la suite des modifications en rapport avec leur adaptation spéciale. L'arc mandibulaire n'a pas de basibranchial; il ne se divise qu'en deux segments, le *carré* ou suspen-

seur de la mâchoire, et le *cartilage de Meckel*, qui formera la mâchoire inférieure. Le carré envoie fréquemment en avant un prolongement vers la partie supérieure de la cavité buccale. C'est l'*apophyse palatoptérygoïde* (fig. 487 et 489, *Pl. Pt.*), qui forme le plafond de la bouche et peut dans certains cas former la mâchoire supérieure (*Cyclostomes*, *Ganoïdes*, une partie des *Sélaciens*). La partie terminale primitive de l'arc en connexion avec le crâne constitue une apophyse, qu'on nomme *apophyse métaptérygoïde* (fig. 487, *M. Pt.*). L'ensemble de ce segment supérieur est désigné souvent sous le nom de *palato-carré.*

L'arc hyoïdien se divise en trois parties principales: l'*hyo-mandibulaire*, qui affecte des rapports avec le palato-carré et le crâne ; le *symplectique*, qui n'existe que chez les Poissons osseux, et est relié par un ligament au carré, tout à fait voisin ; l'*hyoïde* vrai, qui peut à son tour se diviser en plusieurs segments : *épi-*, *cérato-*, *basi-hyal.*

Le système viscéral est surtout développé chez les Vertébrés aquatiques, puisqu'il est en rapport avec l'appareil branchial. Chez les Vertébrés aériens, il subit une réduction considérable et s'adapte à de nouvelles fonctions, absolument différentes de ses fonctions originelles.

L'anatomie comparée serait presque impuissante à découvrir ces homologies, tant est grande la modification subie, si l'embryogénie ne venait lui porter aide.

Ossification du crane. — Arrivons maintenant au crâne osseux. Il remplace, nous l'avons vu, plus ou moins complètement le crâne cartilagineux, par suite de l'apparition de centres d'ossification dans le cartilage. Ces centres entraînent la formation d'îlots osseux, qui ou bien se réunissent les uns aux autres, ou bien restent séparés par du cartilage.

Ces os, qui sont le résultat de l'ossification du cartilage primordial, constituent les *os primaires* du crâne. Mais d'autres os, sans rapport immédiat avec le cartilage primitif, se joignent aux précédents et compliquent le crâne osseux. Ils résultent du fonctionnement d'une membrane dermique, et ne sont pas préformés à l'état de cartilage. Ce sont des os de membrane, qu'on nomme *os secondaires* du crâne.

Ces derniers, aussi bien dans l'ontogénie que dans la phylogénie, apparaissent avant les os primaires. Certains types, dont le crâne reste toute la vie à l'état cartilagineux, possèdent des os de membrane (*Sélaciens*, *Dipneustes*, *Urodèles*).

Les os de membrane peuvent se diviser en deux groupes : les uns sont placés autour de la bouche; les autres forment plus particulièrement la voûte crânienne.

Chez les *Poissons*, tous les os de membrane semblent formés par la coalescence de scutelles analogues aux écailles placoïdes des raies ; les os ne sont ainsi qu'un ensemble de dents soudées entre elles.

Chez les *Batraciens*, cette origine persiste pour les os du premier groupe ; ceux du second sont formés au contraire par ossification directe du derme.

Ce dernier processus persiste pour tous les os de membrane chez les Amniotes.

Les os de cartilage se divisent à leur tour en trois groupes : les uns dérivent de la base du crâne proprement dite, et se développent autour des trous qui livrent passage aux nerfs; les autres se développent dans les parois des capsules sensorielles; d'autres enfin dérivent du système viscéral. Le tableau suivant résume l'origine et la situation approximative des os du crâne :

Tableau des os du crâne.

Régions.	Cartilages.	Os primaires (os de cartilages).	Os secondaires (os de membranes).
Région occipitale.	Parachordes.	Basioccipital [occipital basilaire]. Exoccipitaux [condyles occipitaux]. Susoccipital [écaille occipitale].	Supraoccipital.
	Capsules auditives.	Epiotiques, Opisthotiques, Prootiques [rocher]. Sphénotiques. Ptérotiques.	Squamosaux [écailles des temporaux, soles des étriers].
Région optique.	Trabécules.	Basisphénoïde, Présphénoïde [corps du sphénoïde]. Alisphénoïdes [grandes ailes]. Orbitosphénoïdes [petites ailes].	Pariétaux. Postfrontaux. Frontaux.
	Capsules optiques.	Os scléroticaux.	Postorbitaires. Susorbitaires. Préorbitaires.
Région nasale.	Cornes des trabécules. — Capsules nasales.	Ethmoïde [lame criblée]. Mésethmoïde [septum nasal]. Ectoethmoïdes [masses latérales]. Cornets.	Préfrontaux [lames papyracées]. Lacrymaux. Supraethmoïdes [nasaux]. Vomers. Parasphénoïde.
Arc mandibulaire.	Cartilage palato-carré.	Palatin. Ptérygoïde [apophyses ptérygoïdes]. Métaptérygoïde. Carré [marteau].	Prémaxillaire. Maxillaire. Transverse. Jugal. Quadrato-jugal.
	Cartilage de Meckel.	Articulaire [enclume].	Dentaire [maxillaire inférieur]. Splénial. Complémentaire. Angulaire. Supraangulaire.

Régions.	Cartilages.	Os primaires (os de cartilages).	Os secondaires (os de membranes).
Arc hyoïdien.	Segment supérieur.	Hyomandibulaire [columelle, arc de l'étrier (?)]. Symplectique.	Préoperculaire [=squamosal]. Operculaire. Suboperculaire. Interoperculaire.
	Segment inférieur.	Stylhyal [apophyse styloïde]. Epihyal. Cératohyal. Hypohyal [petite corne de l'hyoïde]. Basihyal.	Rayons branchiostèges.
Arcs branchiaux.		Épibranchial. Cératobranchial. Hypobranchial [celui du premier arc donne la grande corne de l'hyoïde]. Basibranchial [leur somme donne le corps de l'hyoïde].	

Nota. — On a indiqué entre crochets [ ] les représentants des divers os dans l'anatomie humaine. Les pièces dérivées des arcs sont toutes paires; dans les régions craniennes, on a mis au singulier les noms des pièces impaires.

A. Poissons.

Crane des Cyclostomes. — Chez les *Cyclostomes*, le crâne proprement dit reste à un état de grande simplicité; les parachordes et les trabécules le constituent exclusivement et forment une plaque, légèrement relevée sur ses bords, où se loge le cerveau (fig. 488). A la partie supérieure, on ne rencontre qu'une membrane fibreuse faisant suite à la couche squelettogène de la corde dorsale.

La capsule auditive (*au*) est déjà soudée aux trabécules, tandis que la capsule nasale (*n*), placée à la partie supérieure du crâne — ce qui constitue une exception remarquable, chez les Vertébrés —, garde une plus grande indépendance.

A ce crâne fondamental s'ajoutent dans la région de la bouche un certain nombre de pièces spéciales, qui ne rentrent pas dans le plan général de structure du crâne des Vertébrés, et qui sont le résultat du genre de vie parasitaire spécial à l'animal. Les unes forment le plafond de la cavité buccale, ce sont les cartilages labiaux supérieurs (ls_1, — ls_3); la plus antérieure a la forme d'un anneau, couvert de dents cornées entourant l'orifice buccal. Il porte un certain nombre de petites pièces appendiculaires, qu'on désigne sous le nom de *pièces labiales inférieures* (*li*).

Squelette viscéral des Cyclostomes. — Le système viscéral est, d'après les recherches de Dohrn, absolument comparable à celui des autres Vertébrés. Sa situation superficielle, immédiatement au-dessous de l'épiderme, l'avait fait d'abord considérer comme en étant très différent, et on le croyait homologue à

l'appareil exobranchial des Sélaciens et des têtards d'Anoures. Mais il n'en est rien. Il est constitué par 9 paires d'arcs, dont 7 sont précédés d'ouvertures branchiales ; ce sont les *arcs branchiaux* (br_1 — br_7) ; le second, (*hy*) qui représente (?) l'*arc hyoïdien*, n'en présente pas ; enfin l'arc mandibulaire est représenté par un cartilage palatin (*pa*) et peut-être aussi par une pièce latérale antérieure, qui va s'unir au cartilage labial et qui porte le nom de *pièce mandibulaire* (*mld*, *mdm*).

Tout ce système est incomplètement segmenté et semble ne former qu'une coulée. En avant de la pièce impaire qui représente les basibranchiaux soudés, est une longue lame (*bhy*), assez compliquée, qu'on désigne sous le nom de *cartilage*

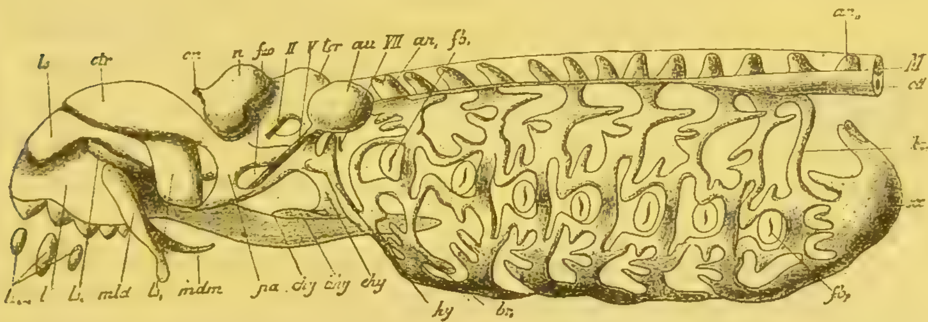


Fig. 488. — Vue de profil du squelette cranio-branchial de *Petromyzon marinus*. — *cd*, corde dorsale ; an_1-an_{13}, arcs neuraux ; M, canal neural ; *au*, capsule auditive ; *n*, capsule nasale ; *on*, son orifice ; *ctr*, cornes des trabécules ; *fso*, fenêtre sous-orbitaire ; ls_1-ls_3, pièces labiales supérieures ; *l*, cartilage labial circulaire ; li_{1-4}, pièces labiales inférieures ; *pa*, cartilage palatin ; *mld*, pièce mandibulaire latéro-distale ; *mdm*, mandibulaire médio-distale ; *ehy*, épihyal ; *bhy*, basihyal ; *chy*, cératohyal ; *hy*, hyomandibulaire ; br_{1-7}, arcs branchiaux ; fb_{1-7}, fentes branchiales ; *x*, cul-de-sac terminal de la corbeille branchiale protégeant le cœur ; *II*, nerf optique ; *V*, nerf auditif ; *VII*, nerf facial (Langerhans).

lingual. C'est peut-être le représentant du basi-hyal. A son extrémité postérieure, la cage que forme le système viscéral est fermée par une sorte de cul-de-sac cartilagineux (*x*) renfermant le cœur, et constituée sans doute par la réunion de plusieurs arcs branchiaux entrés en régression.

Crane des Sélaciens. — Chez les *Sélaciens*, le crâne reste entièrement à l'état cartilagineux (fig. 489) ; il constitue une boîte d'une seule coulée, qui arrive à se fermer complètement dans la région dorsale. Les capsules auditives (*Au*) et olfactives (*Na*) s'y soudent intimement, tandis que les capsules oculaires en restent distinctes. On peut d'après cela diviser le crâne en trois régions : la *région olfactive* (*Na*) en avant, la *région auditive* (*Au*) en arrière ; toutes les deux apparaissent comme renflées, par suite

de la présence des capsules sensorielles. La partie moyenne, au contraire, ou *région optique*, est très amincie, le crâne présentant à ce niveau une excavation orbitaire destinée à loger la capsule oculaire.

Chez les *Squales*, le crâne est soudé à la colonne vertébrale de façon à ne permettre aucun mouvement. Chez les *Raies* et les *Chimères*, il est articulé par l'intermédiaire de deux condyles occipitaux.

Squelette viscéral des Sélaciens. — Le *système viscéral* peut être considéré comme le représentant le plus typique du plan que nous avons donné précédemment (fig. 489) :

1° L'arc mandibulaire se divise en deux segments : l'un, le *palato-carré* (*Pl. Pt*), forme la mâchoire supérieure ; l'autre, le *cartilage de Meckel* (*Mck*), la mâchoire inférieure. Tous les deux sont couverts de dents faisant partie de l'exosquelette. Le palato-carré est soudé au crâne chez les *Holocéphales*. Chez les *Plagiostomes* en général, il lui est rattaché par des ligaments (*Pl.Tr*, *M.Pt*). Toutefois, dans les genres *Hexanchus*, *Heptanchus*, il y a une véritable articulation directe entre le crâne et cette pièce. La mâchoire inférieure s'articule directement en arrière avec la supérieure. Sur les côtés de la bouche se développent en outre des pièces cartilagineuses accessoires, les *cartilages labiaux*, qui sont en connexion avec les deux mâchoires (l_{1-5}).

2° L'*arc hyoïdien* joue le rôle de suspenseur de la mâchoire, et s'est modifié en vue de cette adaptation. Il comprend également deux pièces : la supérieure qu'on nomme *hyomandibulaire* (*H. M*), mais qui correspond à la fois à l'hyomandibulaire et au symplectique des Téléostéens, s'articule d'une part au crâne, et va joindre d'autre part l'articulation des deux mâchoires, qu'elle relie ainsi à la boîte crânienne. La pièce inférieure est l'hyoïde vrai. Elle correspond au cératobranchial des arcs postérieurs et est appelée quelquefois *cératohyal* (*C. Hy*). Elle est appliquée contre le cartilage de Meckel, qu'elle double en quelque sorte en arrière, et lui est reliée par un ligament (*mhl*). Quelquefois cependant cette pièce se sépare de la mâchoire et même de l'hyomandibulaire, et, se segmentant en plusieurs parties, entre en connexion avec les arcs branchiaux.

[Nous voyons chez les Sélaciens les rapports du crâne avec l'arc mandibulaire, c'est-à-dire avec les mâchoires, présenter une remarquable diversité : 1° chez la plupart, l'articulation ne se fait que par l'intermédiaire de l'hyomandibulaire ; ce mode de soutien par l'arc hyoïdien a été nommé par Huxley *hyostylique ;* 2° chez l'*Hexanchus*, le *Notidanus*, le *Cestracion*, l'arc mandibu-

laire, tout en conservant cette relation indirecte, s'articule aussi directement avec le crâne ; cette double relation constitue le mode *amphistylique*. Nous le retrouverons chez les Ganoïdes et les Téléostéens ; 3° enfin chez les *Holocéphales*, l'arc mandibulaire s'attache directement au crâne sans l'intervention de l'arc hyoïdien et fait corps avec lui ; c'est le mode *autostylique*. Les Dipneustes et tous les Vertébrés aériens le présentent également.]

3° Les *arcs branchiaux*, qui ont leurs 4 segments ordinaires, sont en général au nombre de cinq ; mais il en existe 6 chez l'*Hexanchus*, 7 chez l'*Heptanchus*. Ce nombre est en rapport avec

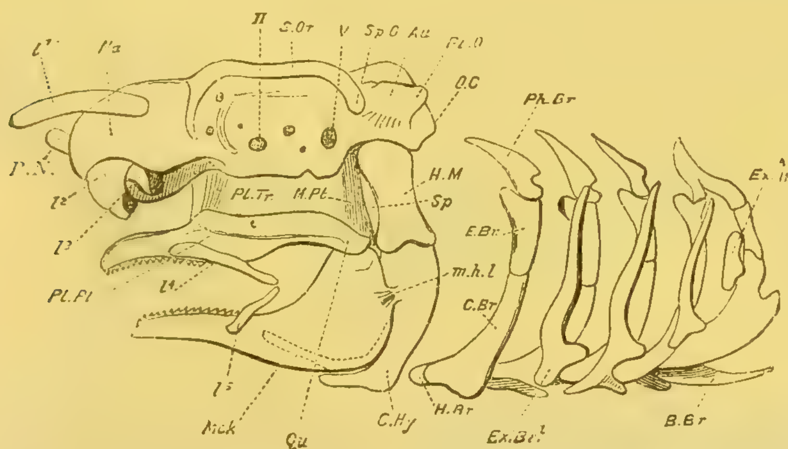


Fig. 489. — Crâne de *Scyllium canicula* adulte. — *Na*, capsule nasale ; *Au*, capsule auditive ; *S.Or*, bourrelet sus-orbitaire (à ce niveau, le crâne a une très faible largeur) ; *Sp.O*, apophyse sphénotique ; *Pt.O*, apophyse ptérotique ; *O.C*, condyle occipital ; l_1-l_5, cartilages labiaux ; *Pl.Pt*, *Qu*, cartilage palato-carré ; *Mck*, cartilage de Meckel ; *Pl.Tr*, ligament ethmo-palatin ou palato-trabéculaire ; *M.Pt*, ligament métaptérygoïdien (contenant un petit cartilage) ; *H.M*, hyo-mandibulaire ; *C.Hy*, cérato-hyal ; le basi-hyal est représenté en ligne ponctuée derrière le cartilage de Meckel ; *mh.l*, ligament mandibulo-hyoïdien ; *Ph.Br*, pharyngo-branchial ; *E.Br*, épibranchial ; *C.Br*, cératobranchiel ; *H.Br*, hypobranchial ; *B.Br*, basibranchial ; $Ex.Br^1$, $Ex.Br^4$, cartilages extra-branchiaux ; *Sp*, évent ; *II*, trou du nerf optique ; *V*, trou du trijumeau (PARKER).

le nombre des fentes branchiales. Sur la ligne médiane ventrale, les basibranchiaux qui relient entre eux les deux arcs d'une même paire peuvent rester indépendants, ou se souder plus ou moins entre eux.

Sur les arcs branchiaux se développent en général des pièces accessoires, les *cartilages extra-branchiaux*, qui sont placées à l'extérieur des arcs et leur sont à peu près parallèles ($Ex.Br.^{1-4}$). C'est à ce squelette extra-branchial, qu'on avait à tort comparé le squelette viscéral des Lamproies.

CRANE DES GANOÏDES (1). — Les *Ganoïdes* forment une transition

(1) *Acipenser* et *Lepidosteus* : PARKER, Ph. Tr., t. CLXXII, 1882.

tout à fait ménagée entre les Sélaciens et les Téléostéens. Si nous considérons d'abord les *Chondroganoïdes*, nous leur trouvons un crâne cartilagineux, exactement semblable à celui des Sélaciens (fig. 490). Comme chez ces derniers, on y distingue trois régions : olfactive (*b*), optique (*Or*) et auditive (*c*), ayant la même forme que chez les Chondroptérygiens, et la voûte crânienne est en général complètement fermée à sa partie supérieure.

Le crâne est soudé à la colonne vertébrale, sans mouvements possibles ; comme chez les Sélaciens, il se prolonge en avant en un rostre, particulièrement développé chez la *Spatularia*, où il a la forme d'une spatule.

C'est à cet état que reste le crâne toute la vie. On voit bien apparaître quelques traces d'ossification chez l'Esturgeon, où on

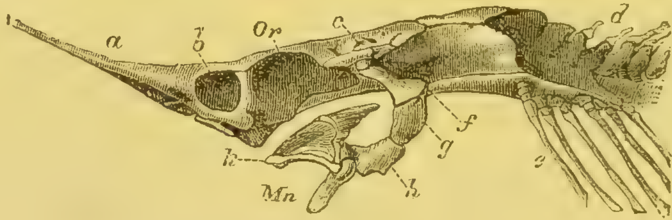


Fig. 490. — Crâne d'*Acipenser* dépouillé des os de membrane qui le recouvrent. — *a*, bec ; *b*, capsule nasale ; *Or*, septum interorbitaire ; *c*, région otique ; *d*, arcs neuraux antérieurs soudés en une masse continue et unie au crâne ; *e*, côtes ; *f*, portion ossifiée ; *g*, portion cartilagineuse de l'hyomandibulaire ; *h*, symplectique ; *k*, palatocarré recouvert du maxillaire (en blanc) ; *Mn*, cartilage de Meckel, recouvert du dentaire. Le segment ventral de l'arc hyoïdien n'est pas représenté, pas plus que les arcs branchiaux (Huxley).

reconnaît les rudiments d'un pro-otique, d'un orbito-sphénoïde, protégeant la cavité orbitaire. Mais ces os restent à l'état de simple indication.

Toutefois un remarquable progrès sur les Sélaciens est réalisé déjà dans ce groupe inférieur de Ganoïdes, c'est l'apparition d'*os dermiques*, qui se développent au-dessus du crâne, et recouvrent immédiatement les parties cartilagineuses.

Les pièces de cet exosquelette sont assez variables dans leur disposition, d'un type à un autre. Elles se ramènent d'ailleurs facilement à celles que nous allons rencontrer chez les Téléostéens, et correspondent aux os de la voûte du crâne des Vertébrés supérieurs. La figure 491 représente les os dermiques du crâne de l'Esturgeon. D'après leur position et leur connexion, ce sont, d'arrière en avant : sur la ligne médiane, le *sus-occipital exodermique* (*A*), les *pariétaux* (*C*), les *frontaux* (*D*), le *supra-ethmoïde* (*E*) ; latéralement, le *squamosal* (*B*) dans la région otique ; le *pré-* et

le *post-frontal* (*H*, *F*) et le *sus-orbitaire* (*G*) dans la région optique ; les *nasaux* dans la région olfactive.

A la base du crâne, des formations ostéodermiques se montrent également et constituent une vaste plaque osseuse qui commence à l'extrémité du rostre, recouvre sa face inférieure, s'étend en arrière sur toute la base du crâne, et même sur une partie de la colonne vertébrale, formant le plafond de la cavité buccale. L'ensemble de cette formation constitue le *parasphénoïde.*

Chez les Ganoïdes osseux (*Crossoptérygiens* et *Euganoïdes*), le crâne cartilagineux de l'embryon est moins complet, il présente en effet des fontanelles basales et latérales chez le *Polypterus* et le *Lepidosteus*. Chez l'*Amia*, qui forme à plus d'un titre le passage aux Téléostéens (écailles cycloïdes, absence de fulcres, etc.), le crâne n'est pas fermé à sa partie supérieure.

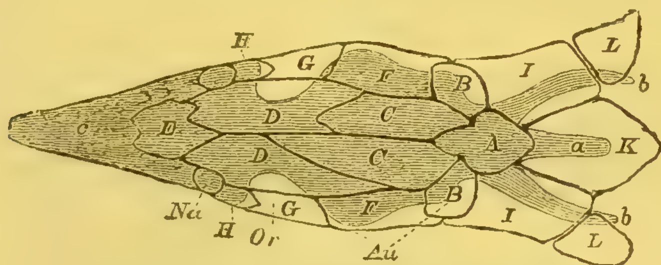


Fig. 491. — Os dermiques supra-crâniens de l'Esturgeon. Le crâne cartilagineux est supposé vu par transparence (partie ombrée). — *a*, *b*, crêtes osseuses postérieures du crâne ; *c*, rostre ; *A*, supra-occipital dermique ; *B*, squamosal (post-pariétal) ; *C*, pariétal ; *D*, frontal ; *E*, nasal ; *F*, post-frontal ; *G*, sus-orbitaire ; *H*, préfrontal ; *I*, *K*, *L*, écailles de revêtement du corps ; *Na*, capsule nasale ; *Or*, orbite ; *Au*, capsule auditive (Huxley).

Cet état cartilagineux est transitoire. Des centres d'ossification apparaissent, et des îlots osseux se forment, remplaçant peu à peu les parties cartilagineuses aux dépens desquelles ils se constituent.

Cette ossification commence dans la région moyenne, et notamment dans la base du crâne. Elle est moins avancée sur la voûte. C'est ainsi que le sus-occipital n'est jamais ossifié, pas plus que le ptérotique, qui sera si développé chez les Téléostéens, à la partie supérieure de la capsule auditive.

Par contre les *ali-sphénoïdes* et les *orbito-sphénoïdes*, qui font partie de la paroi orbitaire, sont très constants ; il en est de même des *ecto-ethmoïdes*, qui correspondent aux masses latérales de l'ethmoïde des Vertébrés supérieurs. Les autres parties osseuses sont peu constantes. Le point important à retenir, c'est que le cartilage garde son plus grand développement dans les régions nasale et occipitale.

Si, d'autre part, on cherche comment varie, dans les divers types, l'extension du crâne osseux, on remarque qu'elle va en croissant depuis l'*Amia*, où l'ossification est le plus réduite, jusqu'au *Lepidosteus* où elle est au contraire le plus développée. Les os dermiques, déjà apparus chez les Chondroganoïdes, persistent naturellement chez les Ganoïdes osseux et s'unissent plus ou moins aux os de cartilage pour former un revêtement solide à la boîte crânienne.

Squelette viscéral des Ganoïdes. — Si maintenant nous passons à l'étude du squelette viscéral, nous y trouvons toujours sept arcs. L'*arc mandibulaire* (fig. 492) présente un *palato-carré* (*D*) très développé, et attaché par des ligaments à la base du

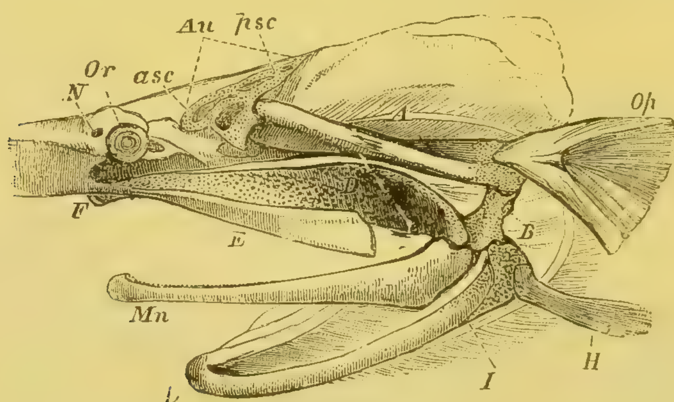


Fig. 492. — Appareil maxillaire de *Spatularia*. — *N*, orifice de la capsule nasale; *Or*, capsule oculaire; *Au*, capsule auditive coupée pour montrer les canaux semi-circulaires, *asc*, *psc*; *A*, hyomandibulaire; *B*, symplectique; *D*, palato-carré; *E*, maxillaire (os de membrane); *Mn*, cartilage de Meckel; *I*, inter-hyal; *H*, arc hyoïdien; *D*, dentaire; *Op*, pièce operculaire (Huxley).

crâne. En arrière il s'articule avec le *cartilage de Meckel* (*Mn*), qui forme la mâchoire inférieure.

L'*arc hyoïdien* joue, comme chez les Sélaciens, le rôle de suspenseur des mâchoires. Le mode de suspension est donc ici encore *hyostylique*. Son segment supérieur est formé d'une seule pièce chez les *Crossoptérygiens ;* mais dans les autres Ganoïdes, il se divise en deux articles : l'*hyo-mandibulaire* (*A*) et le *symplectique* (*B*), qui apparaît ici pour la première fois. Ce segment s'articule d'une part au crâne, d'autre part à l'angle des deux mâchoires. Le segment ventral de l'arc, l'*hyoïde* ou *cérato-hyal* (*H*), se dirige le plus souvent en arrière, et va s'unir aux basi-branchiaux des arcs branchiaux proprement dits.

Ces derniers arcs n'offrent rien de particulier. Ils sont moins développés en arrière et peuvent se diviser d'une façon variable en segments, dont le nombre ne peut dépasser quatre. Leurs

basi-branchiaux sont articulés (*Chondroganoïdes*), ou unis en une lame médiane unique.

L'ossification de ce squelette est plus ou moins complète. Chez les Ganoïdes osseux en particulier, l'arc mandibulaire est représenté par une série d'articles osseux, qui sont, d'avant en arrière, le *palatin*, le *métaptérygoïde*, *l'ectoptérygoïde*, et *l'os carré*, qui porte l'articulation de la mâchoire inférieure.

Os DE MEMBRANE EN CONNEXION AVEC LE SQUELETTE VISCÉRAL. — Comme des os dermiques venaient se joindre au squelette crânien primitif, des pièces exosquelettiques entrent en connexion avec le squelette viscéral, en particulier chez les Ganoïdes osseux.

Les unes sont liées à l'appareil maxillaire : ce sont les *os maxillaires* et *intermaxillaires*, qui recouvrent la mâchoire supérieure; les *os dentaires* et *spléniaux*, en connexion avec le cartilage de Meckel, le premier à l'extérieur, le second au côté interne.

Les autres pièces exodermiques sont au contraire en relation avec le squelette des branchies.

Elles constituent *l'appareil operculaire*, destiné à protéger les fentes branchiales. Un repli cutané se forme en avant de la première fente, s'étend peu à peu en arrière, de façon à recouvrir comme un rideau les orifices des branchies, qui débouchent alors, non plus directement à l'extérieur, mais dans une chambre limitée d'une part par la paroi du corps, d'autre part par le repli et qui s'ouvre seulement en arrière. C'est dans l'épaisseur de ce repli que se développent les plaques osseuses operculaires.

Fort réduites chez les *Chondroganoïdes*, où il n'en existe qu'une (fig. 492, *Op*), elles prennent dans les autres groupes un grand développement. Elles peuvent atteindre le nombre quatre, que nous retrouverons chez les Téléostéens. On leur donne les noms d'*operculaire*, de *præ-*, *inter-* et *sub-operculaire*. Indépendant chez les Ganoïdes cartilagineux, cet appareil s'articule chez les Ganoïdes osseux avec l'hyomandibulaire. En outre, chez l'*Amia* et le *Polypterus*, il se développe des *rayons branchiostèges*, tout à fait semblables à ceux des Téléostéens, et sur lesquels il est par suite inutile d'insister ici.

CRANE DES DIPNEUSTES (1). — Les DIPNEUSTES offrent dans leur squelette céphalique de grandes ressemblances avec les Chondroganoïdes (fig. 493 A). Le crâne proprement dit reste cartilagineux, et constitue une boîte, fermée complètement dans le *Ceratodus*, interrompue par deux larges lacunes à la face ventrale

(1) *Protopterus* : WIEDERSHEIM, J. Z., t. XIV, 1881. — *Ceratodus* : GÜNTHER, Ph. Tr., t. CLXI, 1871.

(espace pituitaire) et à la face dorsale dans le *Protopterus*. Deux petits points d'ossification existent toutefois dans la région

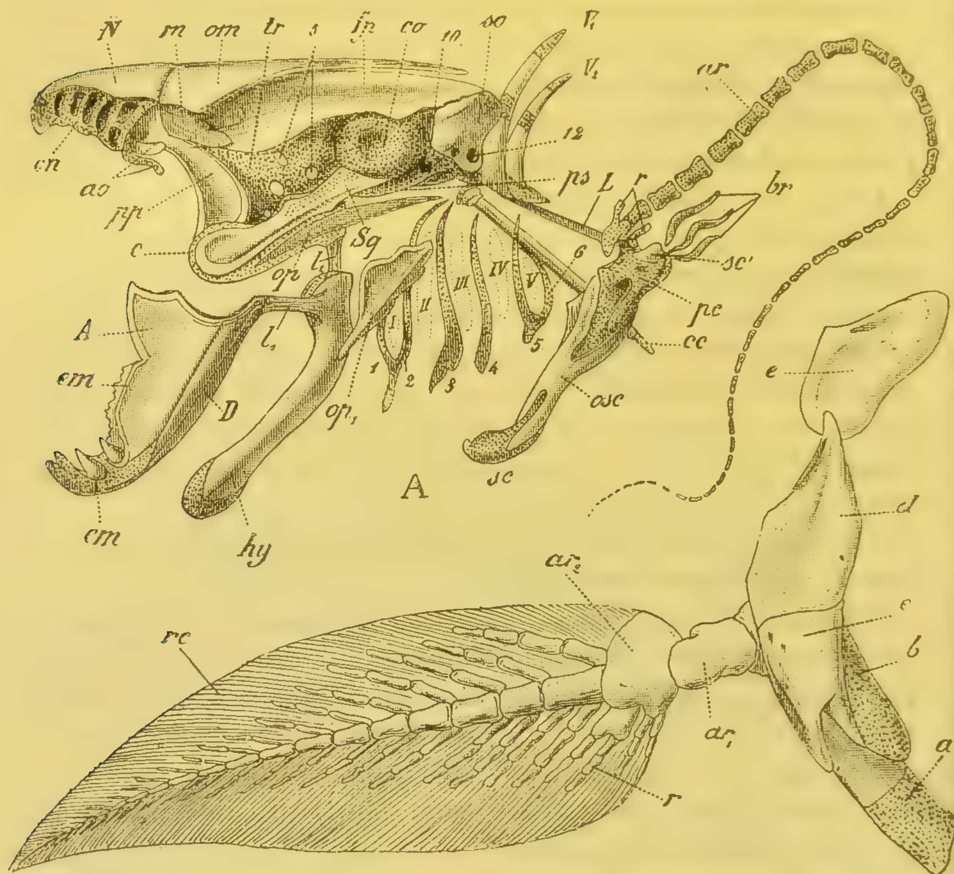


Fig. 493. — Squelette des Dipneustes : A, crâne et membre antérieur du *Protopterus annectens*. — *so*, supra-occipital ; *co*, capsule auditive ; *fp*, fronto-pariétal ; *m*, portion restée membraneuse ; *om*, os de membrane ; *N*, nasal (supra-ethmoïde) ; *cn*, capsule nasale ; *aa*, apophyse ante-orbitaire ; *pp*, palato-ptérygoïdien ; *c*, position de l'os carré (invisible sur la figure) recouvert par le squamosal ; *ps*, position du parasphénoïde (invisible sur la figure) ; *Sq*, *op*, op_1, pièces de l'appareil operculaire rudimentaire ; *A*, articulaire ; *em*, couche d'émail recouvrant sa crête ; *cm*, cartilage de Meckel ; D, dentaire ; *hy*, os hyoïde ; *1-6*, arcs branchiaux ; *I-V*, position des fentes branchiales ; *cc*, côte céphalique ; V_1, V_2, apophyses épineuses des deux premières vertèbres qui sont soudées au crâne ; *sc*, *pc*, ceinture scapulaire cartilagineuse ; *osc*, os de revêtement ; *L*, ligament rattachant la ceinture scapulaire au crâne ; *sc'*, cavité glénoïde pour l'insertion du membre antérieur ; *ar*, articles du rachis du membre ; *r*, rayons du premier article (les autres n'en portent pas) ; *k*, branchies externes (Wiedersheim).
B, nageoire antérieure de *Ceratodus Forsteri*. — *a*, cartilage médian ; *b*, cartilage huméral ; *c*, coracoïde ; *d*, scapulum ; *e*, supra-scapulaire ; ar_1, article basilaire sans rayons ; ar_2, deuxième article ; *r*, rayons ; *rc*, lames cornées de la nageoire (Günther).

postérieure et représentent les *exoccipitaux*. Ce crâne est complété par des os dermiques : les *pariéto-frontaux* (*pf*), fermant la

lacune supérieure, un *supra-ethmoïde* ou *nasal* (N), recouvrant le septum nasal cartilagineux qui dépend du crâne primordial, et, au-dessous de la base du crâne, un *parasphénoïde*, recouvrant l'espace pituitaire et se continuant en arrière jusque sur la corde dorsale en formant le plafond de la cavité buccale.

Le crâne est soudé, sans articulation mobile, à la colonne vertébrale, et les deux premières vertèbres font absolument corps avec lui, leurs arcs supérieurs seuls étant distincts (V_1, V_2). Cette disposition remarquable a fait dire que le crâne des Poissons supérieurs correspondait non seulement au crâne des Sélaciens, mais aux deux premières vertèbres.

Squelette viscéral des Dipneustes. — L'un des points importants du squelette céphalique des Dipneustes est le mode de suspension des mâchoires. Il n'existe ni hyomandibulaire, ni symplectique ; le cartilage carré est soudé au crâne ; la partie palato-ptérigoïdienne ossifiée lui est soudée également sans interposition de ligaments ; la mâchoire supérieure fait ainsi corps avec le crâne. Nous retrouvons le mode *autostylique*. Ce mode de suspension, qui existe déjà chez les Chimères, se retrouvera chez les Batraciens et chez tous les Amniotes, nouveau caractère commun faisant des Dipneustes un groupe de passage.

Le segment inférieur de l'arc mandibulaire est, lui aussi, partiellement ossifié dans le voisinage de l'articulation. Il y a donc formation d'un *articulaire*. La portion distale reste à l'état de *cartilage de Meckel* (cm).

A ces os primaires, s'ajoutent des os de membrane, complétant les mâchoires : un *squamosal* (Sq) qui recouvre l'os carré, un *angulaire* (A) et un *dentaire*, qui se rattachent à la mâchoire inférieure.

L'arc hyoïdien est formé d'un seul segment (hy), relié par un ligament (l_1) à la mandibule.

Les arcs branchiaux, au nombre de six chez le *Protopterus*, de cinq chez les *Ceratodus*, sont cartilagineux et notablement réduits ($1 \ldots 6$).

Au-dessus de cette région, existent des rudiments d'opercule (op, op_1) et de rayons branchiostèges.

Crane des téléostéens. — Le crâne primordial persiste pendant toute la vie chez les *Téléostéens ;* mais il est envahi dans toutes ses régions par des ossifications nombreuses, dont l'étendue est variable. Tantôt, comme chez le Brochet, elle est assez réduite ; les pièces osseuses sont éloignées les unes des autres par une coulée continue de cartilage. Tantôt le crâne cartilagineux est presque entièrement remplacé par des plaques osseuses juxtaposées.

On distingue, comme dans tous les groupes précédemment étudiés, trois parties principales dans le crâne : deux parties extrêmes, volumineuses, correspondant aux capsules auditives et olfactives, reliées par une région moyenne comprimée latéralement, et formant entre les yeux un septum interorbitaire. Ce septum n'est creusé d'une cavité qu'à sa partie supérieure, où il laisse passer les nerfs olfactifs.

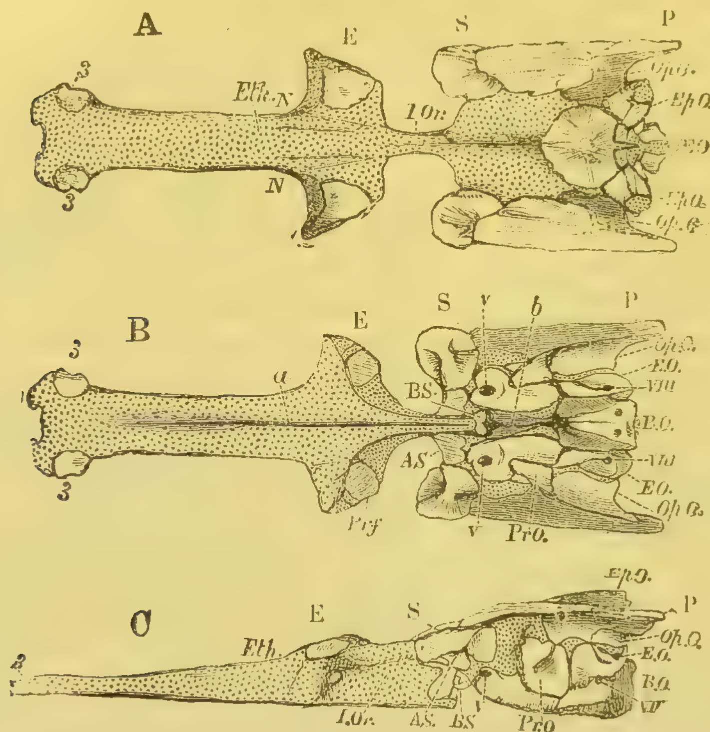


Fig. 494. — Crâne d'*Esox lucius*, dont les os exodermiques ont été enlevés. — A, face supérieure ; B, face inférieure ; C, vue latérale. — 1° *région occipitale* : *B.O*, basi-occipital ; *E.O*, exoccipitaux ; sur la ligne médiane le supra-occipital ; — 2° *région otique : Pr.O*, prootique ; *Ep.O*, épiotique ; *Op.O*, opisthotique ; *S*, sphénotique ; *P*, ptérotique auquel s'articule l'hyo-mandibulaire ; — 3° *région optique : BS* et *b*, basisphénoïde ; *AS*, alisphénoïde ; *IOr*, orbitosphénoïde (septum orbitaire) ; — 4° *région nasale : E*, ectoethmoïde ; *Eth*, mésethmoïde, non ossifié ; *N*, capsules nasales ; *a*, sillon pour loger la crête du parasphénoïde ; *3*, points d'ossification antérieurs (Huxley).

Inférieurement, les deux parois opposées sont entrées en coalescence, et la cavité qu'elles limitaient a disparu.

Chez les *Siluroïdes* et les *Cyprinoïdes*, la constriction interorbitaire n'existe pas, et la cavité crânienne a partout à peu près la même largeur transversale, ou va en s'atténuant insensiblement en avant.

Considéré dans son ensemble, le crâne est formé à la fois d'os de cartilage et d'os de membrane, dépendant de l'exosquelette.

Dans la description, nous considérerons successivement, d'arrière en avant, quatre régions dans le crâne (fig. 494) :

I. RÉGION OCCIPITALE. — La région occipitale est formée par quatre os, formés aux dépens des parachordes :

1° Le *basioccipital*, qui continue les corps des vertèbres, et est traversé par la corde dorsale (*BO*);

2° Le *sus-occipital*, placé au-dessus du trou par lequel entre la moelle épinière;

3° Les deux *exoccipitaux*, formés autour du nerf vague, qui présentent chacun une saillie, servant à l'articulation du crâne avec la colonne vertébrale (*EO*).

II. RÉGION OTIQUE. — La région placée au voisinage de la capsule auditive comprend de chaque côté cinq os :

En avant est le *prootique* ou os pétreux, le plus volumineux de tous (*PrO*). En arrière l'*épiotique*, avoisinant le susoccipital, auquel vient s'articuler la ceinture scapulaire; l'*opisthotique* (*OpO*), en bas, à côté de l'exoccipital, et souvent réuni au précédent.

Dans le voisinage de l'épiotique, existe dans le cartilage une crête latérale saillante, qui s'ossifie en donnant le *ptérotique* (*P*), auquel vient s'articuler l'hyomandibulaire, suspenseur de la mâchoire. On donne quelquefois improprement à cet os le nom de *squamosal*. Ce nom doit être réservé à un os de membrane, existant dans la même région chez beaucoup de types, et non représenté chez les Téléostéens. Le ptérotique est continué en avant par le *sphénotique* (*S*), qu'on a appelé aussi improprement *post-frontal*.

III. RÉGION OPTIQUE. — Elle correspond à la partie rétrécie du crâne cartilagineux. Elle comprend 5 os de cartilage et 7 os de membrane.

Les premiers sont : 1° le *basisphénoïde*, en forme d'Y, supportant le chiasma des nerfs optiques (*BS*). Il est placé sur la ligne médiane de la base du crâne, en avant du basioccipital, auquel il est en général contigu; parfois cependant il en est séparé par les prootiques, qui ont atteint la ligne médiane, en s'articulant l'un à l'autre.

2° Les *alisphénoïdes*, formant la portion postérieure de la paroi des orbites (*AS*) ;

3° Les *orbitosphénoïdes*, développés autour du trou optique. Ils forment le septum interorbitaire et se soudent souvent l'un à l'autre sur la ligne médiane, ne restant distincts qu'à la partie supérieure, où ils limitent une cavité contenant le cerveau antérieur et les nerfs olfactifs (*IOr*).

Les os de membrane sont nombreux dans cette région (fig. 495).

Ce sont : 1° les *pariétaux*, en arrière, adjacents sur la ligne médiane (*Pa*) ;

2° Les *sus-orbitaires*, formant une arcade au-dessus des orbitosphénoïdes ;

3° Les *frontaux* (*Fr*) en avant ;

4° Le *parasphénoïde*, énorme plaque osseuse, placée au-dessous de la base du crâne, et formant le plafond de la cavité buccale depuis le vomer jusqu'à l'occipital (*Pr.S.*).

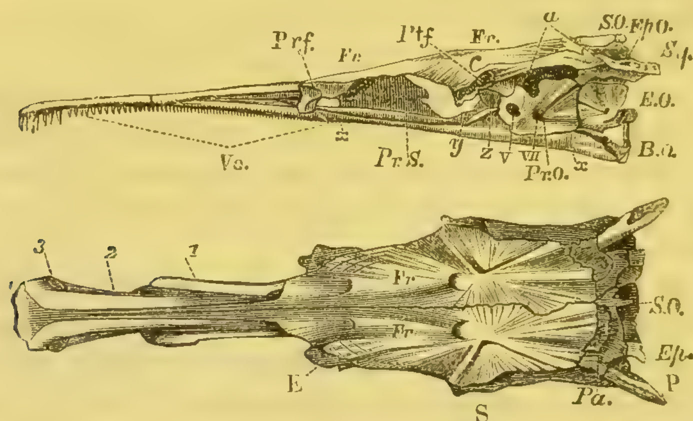


Fig. 495. — A. Vue supérieure du crâne d'un Brochet pour montrer les os de membrane : — B, Coupe longitudinale du même crâne — *B.O*, basioccipital ; *S.O*, supra-occipital ; *E.O*, exoccipitaux ; *Pr.O*, prootique ; *Ep.O*, épiotique ; *P*, ptérotique ; *S*, sphénotique ; *y*, basisphénoïde ; *z*, alisphénoïde ; *Pa*, pariétaux ; *Fr*, frontaux ; *x*, parasphénoïde ; *Vo*, vomer, dont le bord est armé de dents ; 1, 2, supra-ethmoïdes ; 3, os nasaux antérieurs (HUXLEY).

IV. RÉGION NASALE. — Le crâne cartilagineux se prolonge dans la région nasale en se soudant aux capsules nasales.

Il reste en grande partie à l'état de cartilage, mais donne naissance à trois pièces osseuses : deux *ecto-ethmoïdes* (fig. 494, *E*), improprement appelés préfrontaux, et formant une saillie assez volumineuse en avant des orbites. Ils sont séparés par un petit os médian, le *mésethmoïde*. Dans cette région apparaissent également 7 os de membrane :

1° Les *nasaux*, complétant la couverture du crâne (fig. 495, *1*, *2*, *3*) ;

2° Le *vomer* (*Vo*), portant des dents à son bord inférieur ;

3° Les *maxillaires* et les *prémaxillaires*, également garnis de dents, et prenant part à la formation de la bouche, surtout les derniers, qui s'étendent parfois fort loin en arrière.

Squelette branchial des Téléostéens. — L'*appareil mandibulaire* est fort remarquable (fig. 496; voir aussi la fig. 513).

1° Le palato-carré est représenté par plusieurs os : les *palatins* (*pa*), les *ptérygoïdiens internes* et *externes* (*pg*), les *mésoptérygoïdiens* (*m.pg*) et les *os carrés*, contribuant avec les maxillaires et les prémaxillaires à former la mâchoire supérieure; 2° la mâchoire inférieure est formée par le *cartilage de Meckel* (*mk*), qui s'ossifie en arrière, dans le voisinage de l'articulation, pour former l'*articulaire* (*ar*), auquel se joignent des os de membrane : *dentaire, angulaire, coronaire.*

Dans le second arc, l'*hyomandibulaire* (*hm*) et le *symplectique*

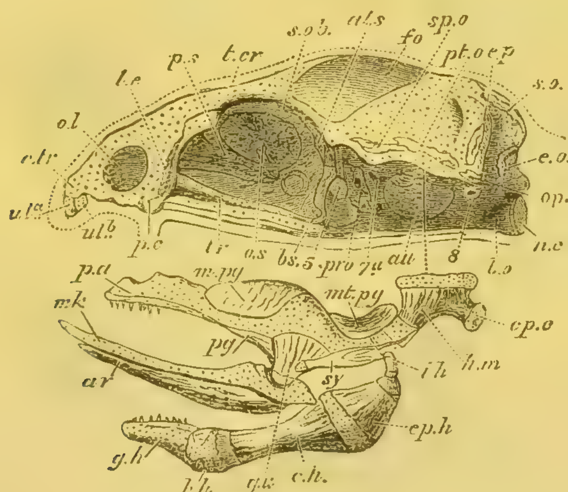


Fig. 496. — Arcs mandibulaire et hyoïdien d'un jeune Saumon du premier été, d'environ 5 centimètres de long. — *pa*, palatin; *pg*, ptérygoïdien; *m.pg*, mésoptérygoïdien; *mt.pg*, métaptérygoïdien; *qu*, carré; *mk*, cartilage de Meckel; *ar*, articulaire; *hm*, hyomandibulaire; *op.c*, condyle de l'opercule; *sy*, symplectique; *ih*, interhyal; *eph*, épihyal; *c.h*, cératohyal; *h.h*, hypo-hyal; *gh*, basihyal; *ar*, articulaire (Parker).

(*sy*) ossifiés forment une chaîne, s'articulant d'une part au crâne, de l'autre à l'angle des mâchoires; elle fonctionne comme suspenseur de la mâchoire, qui s'articule en outre directement en avant avec le crâne par le palatin. Le crâne est donc amphistylique.

La portion hyoïdienne se segmente en une série de petites pièces osseuses placées bout à bout : le *styl-hyal* (*ih*), articulé entre le symplectique et l'hyomandibulaire, l'*épi-hyal* (*ep.h*), le *cérato-hyal* (*ch*), et l'*hypo-hyal* (*hh*); enfin les deux arcs sont reliés entre eux sur la ligne médiane, par un *basi-hyal* (*gh*), ou os *entoglosse.*

Les *arcs branchiaux* sont conformes au type général, et présentent les segments que nous avons déjà plusieurs fois indiqués (fig. 497).

Ces arcs sont en général au nombre de cinq, décroissant en importance d'avant en arrière. Le cinquième est réduit à un os unique (*56*) correspondant sans doute au cérato-branchial.

Sur la ligne médiane ventrale, se trouvent les basi-branchiaux, diversement unis entre eux. Parfois ils forment un os unique auquel se soudent aussi les représentants du cinquième arc. L'en-

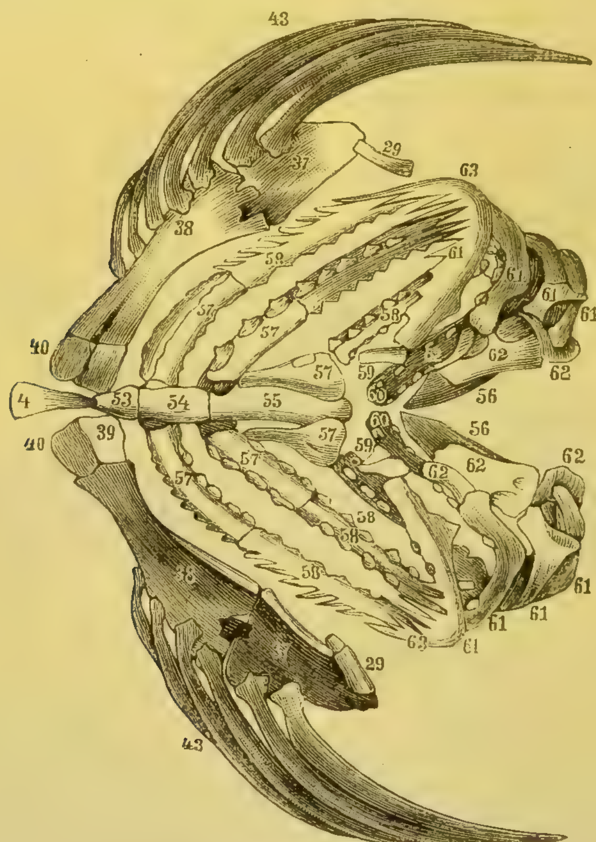


Fig. 497. — Arc hyoïdien et arcs branchiaux de *Perca fluviatilis*. — 29, stylhyal; 37, épi-hyal; 38, cérato-hyal; 39, 40, hypo-hyal, divisé en deux pièces; 4, basi-hyal = entoglosse; 43, rayons branchiostèges; 53, 54, 55, basi-branchiaux; 56, derniers arcs branchiaux réduits à leur portion ventrale (= os pharyngiens inférieurs); 57, hypo-branchiaux; 58, cérato-branchiaux; 59, pharyngo-branchial du premier arc; 60, cérato-branchial du quatrième arc; 61, épi-branchiaux; 62, pharyngo-branchiaux; 63, dents du premier arc (Cuvier et Valenciennes).

semble constitue l'*os pharyngien inférieur*. Les quatre premiers arcs, surtout le premier, sont recouverts sur leurs faces antérieure et postérieure d'os de membrane, garnis de dents.

Squelette operculaire. — Il nous reste enfin à décrire le squelette operculaire, destiné à recouvrir l'ouverture branchiale, comme chez les Ganoïdes. Il est attaché en arrière de l'hyomandibulaire et se compose de 4 os : le *préoperculaire* qui touche à l'hyomandibulaire, l'*operculaire*, et au-dessous l'*interoperculaire*

et le *suboperculaire* (fig. 513). Pour compléter cet appareil, de nombreux *rayons branchiostèges*, attachés à l'épi et au cérato-hyal, imbriqués les uns au-dessous des autres, se dirigent en arrière parallèlement au bord inférieur de l'opercule (fig. 497, *43*).

B. Batraciens (1). — Le crâne cartilagineux est inégalement développé, et persiste de façons assez différentes chez les BATRACIENS. Chez les *Anoures*, il constitue une capsule presque entièrement close, ne laissant que deux petites fontanelles dans la

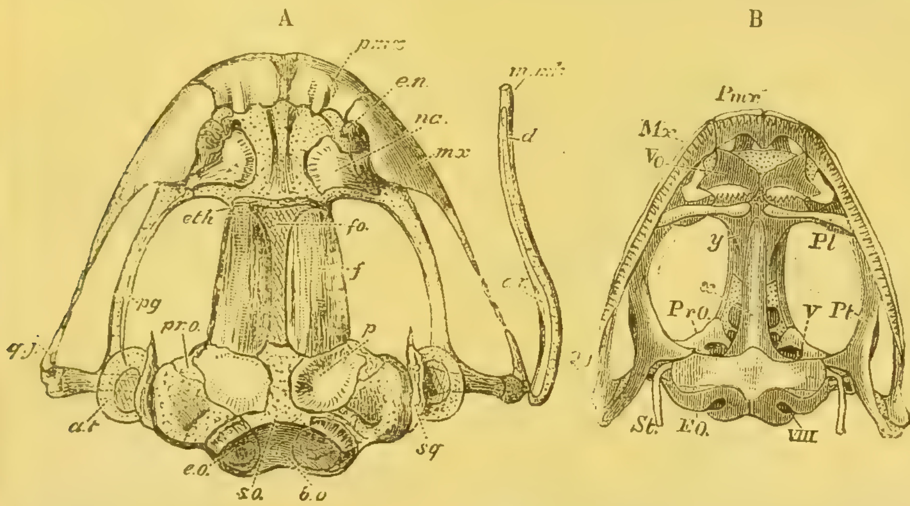


Fig. 498. — A, crâne d'une jeune Grenouille vu par sa face dorsale ; la mâchoire inférieure gauche a été enlevée, la droite écartée en dehors : *bo*, basi-occipital non ossifié ; *so*, sus-occipital non ossifié ; *eo*, exoccipital ; *at*, anneau tympanique ; *pro*, prootique, recouvert en partie par le pariétal, *p* ; *f*, frontal ; *fo*, fontanelle frontale ; *eth*, rudiment du sphénethmoïde ; *na*, nasal (supra-ethmoïde) ; *en*, narine ; *pmx*, prémaxillaire ; *mx*, maxillaire ; *pg*, ptérygoïde engainant en partie le cartilage palato-carré réduit ; *q.j*, quadrato-jugal ; *sq*, squamosal ; *ar*, articulaire ; *d*, dentaire ; *m.mk*, mento-meckélien (PARKER).

B, crâne de Grenouille adulte vu en dessous. — *E.O*, exoccipitaux ; *x*, parasphénoïde ; *Pr.O*, prootique ; *Pl*, palatin ; *Pt*, ptérygoïdien ; *y*, ethmoïde (os en ceinture) ; *Vo*, vomers ; *Pmx*, prémaxillaire ; *Mx*, maxillaire ; *Q*, carré ; *Qj*, quadratojugal ; *V*, orifice du trijumeau ; *VIII*, orifice du nerf auditif ; *St*, stylhyal (HUXLEY).

région pariétale, et une médiane dans la région frontale. Chez les *Urodèles* au contraire, la cavité est loin d'être close, et présente deux grandes solutions de continuité, l'une ventrale, l'autre dorsale. Le crâne cartilagineux persiste d'autre part, chez les *Anoures* adultes, bien plus fortement que dans les autres groupes.

Dans ses traits généraux, il diffère de celui des Poissons par l'absence de septum interorbitaire, la cavité crânienne allant en s'atténuant régulièrement à la partie antérieure.

(1) *Crâne des Anoures* : PARKER, Ph. Tr., t. CLXI, CLXVI et CLXXI ; 1871, 1876, 1881. — *Urodèles* : PARKER, Ph. Tr., t CLXVII, 1877 ; WIEDERSHEIM, J. Z., t. XIV, 1880. — *Gymnophiones* : WIEDERSHEIM, Jena. 1879.

Il porte en arrière deux condyles s'articulant avec le rachis, et se soude avec les capsules auditives et nasales. Le prolongement antérieur des trabécules passe entre ces dernières sous forme de *septum internasal*, et se continue même parfois en avant, sous forme d'une apophyse médiane indépendante.

Quelles sont les parties osseuses qui se développent aux dépens de ce cartilage?

I. Dans la région occipitale, apparaissent deux *occipitaux latéraux* (fig. 498, *eo*), qui se développent autour de l'orifice de sortie du nerf vague et portent les *condyles* occipitaux. Il n'existe pas de basi- ni de supra-occipital, et les occipitaux latéraux ou bien restent constamment espacés (*Anoures*), ou se rapprochent l'un de l'autre, mais en demeurant toujours séparés par un reste de cartilage primordial (*Urodèles*).

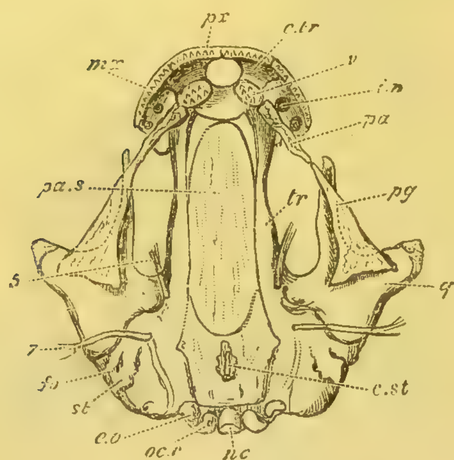


Fig. 499. — Crâne d'une jeune axolotl de 57 millimètres, vu par la face inférieure après l'enlèvement de la mâchoire inférieure et des arcs branchiaux. — *nc*, notochorde; *oc.c*, condyles occipitaux; *eo*, exoccipitaux; *fo*, fenêtre ovale; *st*, étrier; *tr*, cartilage des trabécules; *c.tr*, cornes des trabécules; *q*, os carré; *pa*, palatin dermique; *pg*, ptérygoïde dermique; au-dessous, partiellement cachée, se voit l'apophyse palato-ptérygoïdienne provenant de l'arc mandibulaire; *pa.s*, parasphénoïde; *v*, vomers; *px*, prémaxillaires; *mx*, maxillaires; *in*, narines internes; 5, nerf orbito-nasal; 7, nerf facial (PARKER).

II. Dans la *région otique*, se forme un *prootique* ou os pétreux (*pro*), à la région antérieure de la capsule auditive. C'est chez les *Anoures*, le seul os qui se constitue; chez les *Urodèles*, une autre pièce s'y ajoute, qui correspond à la fois au *ptérotique* et à l'*opisthotique* des Poissons. Chez les Salamandrines supérieures, toutes les pièces otiques se soudent plus tard entre elles, de façon à former une capsule auditive à parois entièrement osseuses, s'ouvrant au dehors par un large orifice, la *fenêtre ovale*. Cet orifice est obturé par une membrane que recouvre un cartilage de même forme, l'*étrier*, qu'on doit, par son origine, considérer comme une portion différenciée du prootique ou pétreux (fig. 499, *st*); l'étrier est surmonté d'une baguette qui entre en connexion avec le squamosal : c'est la *columelle*, dont la signification morphologique est mal fixée, mais qui semble représenter l'hyomandibulaire.

Chez les *Anoures*, se constitue pour la première fois, à la surface externe de la capsule auditive, et aux dépens d'un diverticule de la cavité buccale, une *caisse du tympan*, qui se place en avant de la fenêtre ovale. Elle est recouverte immédiatement par la peau, dont la sépare une membrane mince, le *tympan*. La columelle est logée à son intérieur, et va désormais de la fenêtre ovale au tympan. Ce dernier est entouré d'un anneau osseux (fig. 498 A, *at*), qui est une dépendance du squamosal.

III. En avant de la région oto-occipitale, le crâne cartilagineux persiste en grande partie.

Toutefois, les parois du septum interorbitaire (dépendance des trabécules) s'ossifient partiellement chez les *Urodèles*, autour du trou optique, pour former un *orbito-sphénoïde*, tandis que chez les *Anoures* l'ossification se produit plus en avant, dans la région ethmoïdienne, et aboutit à la formation d'un os cylindrique et creux, l'*ethmoïde* (os en ceinture de Cuvier) (fig. 498 B, *x*).

Le crâne osseux des Batraciens diffère, on le voit, énormément de celui des Poissons par le nombre restreint de ses os ; il n'en existe que 3 ou 4 paires.

IV. Il faut y ajouter les os de membrane suivants :

1° Les *pariétaux* (fig. 498 A, *p*) et les *frontaux* (*f*), distincts chez les *Urodèles*, réunis de chaque côté en un *pariéto-frontal* chez les *Anoures ;*

2° Les *nasaux* (supra-ethmoïdes) (*na*);

3° Deux *vomers* (fig. 498 B, *Vo*), qui se soudent en un os médian chez le *Dactylethra*, et disparaissent chez le *Pipa* et le *Pelobates;*

4° Le *parasphénoïde* au-dessous du crâne, s'étendant de l'occipital à la région ethmoïdale. Nous le rencontrons ici pour la dernière fois (fig. 498 B, *y*, et 499, *pa. s*);

5° Les *maxillaires* (*mx*) et les *prémaxillaires* (*px*), qui affectent surtout des rapports avec la mâchoire supérieure.

A l'inverse des autres groupes, les *Gymnophiones*, adaptés au creusement des galeries souterraines, ont un crâne entièrement ossifié; le nombre des pièces osseuses se réduit, plus encore que chez les Reptiles, par la soudure des os primitifs au moyen de nombreuses sutures (Wiedersheim).

Squelette viscéral. — La branche supérieure de l'*arc mandibulaire*, qui forme la mâchoire inférieure, est, à la différence de ce qui a lieu chez les Téléostéens, intimement attachée au crâne. C'est le mode de suspension autostylique. Chez les *Anoures*, le *ptérygoïde* et le *palatin* forment par leur ensemble une baguette osseuse arquée, et très écartée du crâne, pour laisser place à

l'orbite. Elle s'attache par ses deux extrémités en arrière à l'exoccipital, en avant à l'os en ceinture (fig. 498).

Chez les *Urodèles*, la disposition est très différente ; une apophyse qui ne s'ossifie pas part de la région occipitale, et se dirige en avant ; elle représente certainement le *palato-ptérygoïdien*. Mais on a donné également ces noms à deux os de membrane, qui occupent à peu près la position des os décrits chez les Anoures, mais ne sauraient, d'après leur origine, leur être comparés (fig. 499). Le reste de la branche supérieure de l'arc mandibulaire forme le *cartilage carré* (*q*), soudé intimement au crâne ; il ne s'ossifie pas, et envoie chez les Anoures un long prolongement cartilagineux, qui double l'arcade palato-ptérygoïdienne ; c'est le *palato-carré*. Il manque chez les Urodèles. Au-dessous du carré s'articule le *cartilage de Meckel*, dont la partie postérieure s'ossifie sous le nom d'*articulaire* (*ar*).

A ces parties fondamentales, s'ajoutent des os de membrane. Les uns recouvrent la portion otique et l'articulation mandibulo-crânienne. Le plus important est le *squamosal* ou *suspenseur*, qui relie l'articulation quadrato-meckelienne à l'os pétreux (pro-otique). Il correspond d'une part au ptérotique des Poissons, et d'autre part à l'écaille du temporal des Vertébrés plus élevés.

Il recouvre la capsule auditive, et c'est à ses dépens que se constitue l'anneau tympanique, sur lequel est tendue la membrane du tympan.

Le *quadrato-jugal* (*qj*) recouvre le cartilage carré et va s'unir au maxillaire, complétant ainsi la mâchoire supérieure. Il manque aux Urodèles.

A la mâchoire inférieure se trouvent les os de membrane ordinaires : *dentaire*, *splénial*, *angulaire*.

V. On ne connaît rien, chez les Batraciens, d'analogue à l'hyomandibulaire des Poissons. Il est probable toutefois, sans qu'on l'ait expressément démontré, qu'il est représenté par la columelle. La portion hyoïdienne de l'arc hyoïdien s'articule avec la portion carrée de l'arc mandibulaire ; plus tard elle s'unit aux arcs branchiaux placés en arrière, et se comporte comme eux.

VI. Les arcs branchiaux de la larve sont au nombre de quatre. Mais trois seulement portent des branchies ; le quatrième est rudimentaire et réduit à l'épibranchial. Tous ces arcs s'articulent sur la ligne médiane avec une pièce ventrale, le basibranchial.

Après la disparition des branchies, cet appareil se modifie profondément.

Chez les *Urodèles*, deux arcs seulement persistent et forment avec les basibranchiaux et l'arc hyoïdien un ensemble plus ou moins compliqué.

Chez les *Anoures* (fig. 500), la réduction est plus grande encore : l'hyoïde s'élargit en une lame plate (*ch'*), tandis que les quatre arcs branchiaux s'unissent en arrière par une baguette osseuse arquée

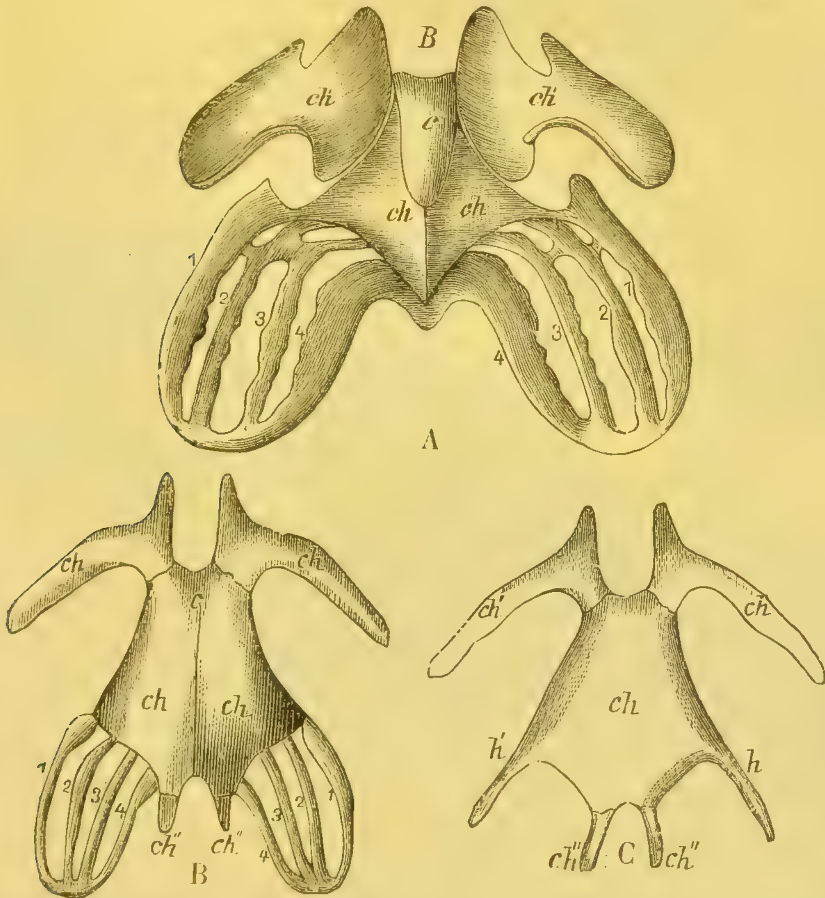


Fig. 500. — Squelette viscéral de la Grenouille. — A, avant la métamorphose; B, au moment de la métamorphose ; — C, chez l'adulte. — 1, 2, 3, 4, arcs branchiaux ; *ch*, plaque formée par la fusion des pièces hypobranchiales de ces arcs et formant, en C, le corps de l'os hyoïde de l'adulte ; *c*, basi-branchial commun ; *ch'*, arcs hyoïdiens, devenant en C les cornes antérieures de l'hyoïde; *ch"*, cornes postérieures ; *h'*, apophyses moyennes, restes des arcs branchiaux (Martin Saint-Ange).

et en avant par une large lame (*ch*), qui s'articule avec le basibranchial unique (*c*). Plus tard, les deux lames ainsi formées se soudent entre elles et avec le basibranchial. Il se forme ainsi une plaque médiane, pendant que l'hyoïde et les arcs branchiaux entrent en régression. Finalement, ils disparaissent, et la plaque médiane persiste seule, gardant comme souvenir de son mode de formation des prolongements désignés sous le nom de *cornes ;*

les cornes antérieures (*ch'*) représentent les arcs hyoïdiens, et les cornes moyennes (*h*) le premier arc branchial. Les cornes postérieures (*ch''*) sont des dépendances directes de la lame médiane.

C. Reptiles (1). — A partir des Reptiles, le crâne primordial cartilagineux joue un rôle tout à fait restreint. Même lorsqu'il est, comme chez les *Chéloniens*, bien développé à l'état embryonnaire, il disparaît à peu près complètement à l'état adulte. Par contre, se constitue un crâne osseux, tout à fait continu, formé en partie aux dépens du premier, mais surtout par des os de membrane. La disposition de ce crâne varie dans les divers groupes. Nous sommes forcés de nous restreindre aux caractères les plus généraux.

I. La région occipitale comprend les quatre os primaires, qu'elle comporte à son maximum de complication. Mais les condyles ne se développent plus sur les *exoccipitaux*. Ils sont situés sur le *basioccipital*, par conséquent au-dessous du trou occipital, et se fusionnent en général en un seul condyle impair. Le *sus-occipital* manque parfois (*Crocodiliens*).

II. La capsule auditive s'ossifie en donnant trois os : le *prootique* en avant, l'*épiotique* et l'*opisthotique* en arrière. La capsule présente deux orifices : une fenêtre ronde et une fenêtre ovale. Cette dernière est recouverte par une plaque osseuse de même forme, dépendant du prootique, l'*étrier*. Au-devant de la capsule, s'est développé le *squamosal*, et l'espace compris entre elle et cet os est la cavité tympanique, que nous avons déjà vue apparaître chez les Anoures ; elle manque chez l'*Hatteria*. Elle communique avec la bouche par la trompe d'Eustache, et est séparée de l'extérieur par la membrane du tympan. Un os va de celle-ci à l'étrier. C'est la *columelle*, qui est sans doute le représentant de l'hyomandibulaire.

III. La région optique est occupée par les sphénoïdes : le plus important est le *basi-sphénoïde*, sur la ligne médiane, parfois divisé en deux ; les *ali-* et les *orbito-sphénoïdes* sont au contraire fort réduits ou même manquent totalement (*Chéloniens*, *Sauriens*).

Dans cette région, la cavité crânienne peut se comporter de deux façons : ou bien elle se continue sans modification pour aller se terminer dans la région ethmoïdale (*Ophidiens*, *Amphisbænes*), ou bien elle est extrêmement rétrécie dans la région optique par un septum interorbitaire, comme cela existait chez les Poissons (*Sauriens*, *Chéloniens*, *Crocodiliens*).

(1) HOFFMANN, Bronn's Thierreich. — CUVIER, Ossements fossiles. — *Hatteria :* GÜNTHER, Ph. Tr., t. CLVII, 1867; — PARKER, Ph. Tr. : Ophidiens, t. CLXVIII, 1878; Sauriens, t. CLXIX, 1879; Crocodiliens, Tr. Z. S., t. XI, 1883.

IV. En avant, la portion naso-ethmoïdienne reste cartilagineuse ou s'ossifie plus ou moins complètement (*Sauriens*).

V. Les os de membrane de la voûte du crâne sont remarquablement développés. Dans les formes primitives, tous ces os sont pairs et contigus seulement sur la ligne médiane; mais il peut y avoir des soudures qui varient avec les divers types.

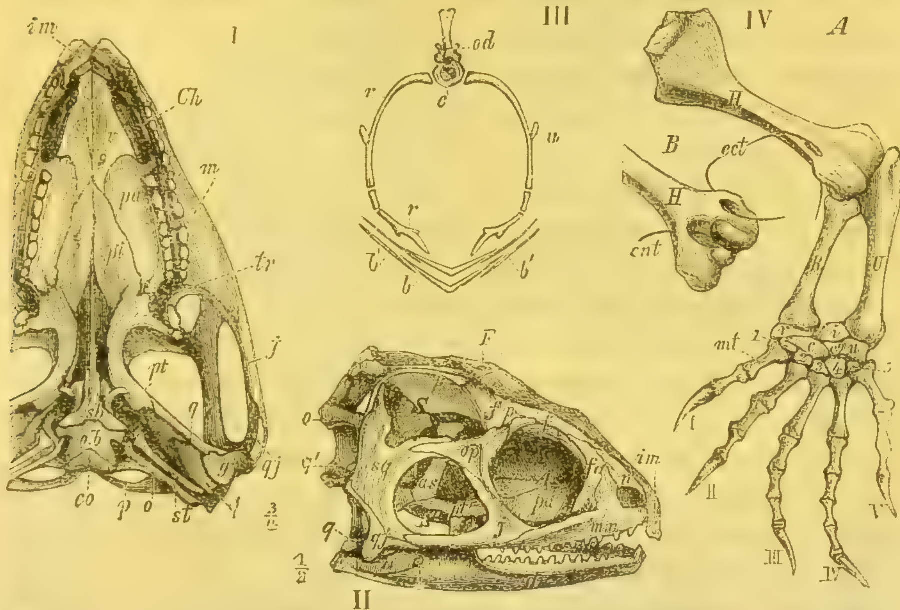


Fig. 501. — Ostéologie d'*Hatteria punctata*. — I, crâne vu par la partie inférieure : *Ch*, narines internes; *co*, condyle occipital unique; *g*, cavité glénoïde pour l'articulation quadrato-meckelienne; *im*, prémaxillaire; *j*, jugal; *m*, maxillaire; *o*, opisthotique; *ob*, basi-occipital; *p*, pariétal; *pa*, palatin; *pt*, ptérygoïde; *q*, carré; *qj*, quadrato-jugal; *sb*, basi-sphénoïde, avec l'apophyse para-sphénoïdale en avant; *st*, columelle; *tr*, transverse; *v*, vomer.

II. Crâne vu de profil, par le côté droit : *A*, orbite; *F*, fontanelle frontale; *N*, fosse nasale; *S*,*S'*, fosse temporale; *a*, angulaire; *as*, columelle; *d*, dentaire; *f*, frontal; *fa*, préfrontal; *fp*, post-frontal; *im*, prémaxillaire; *j*, jugal; *mx*, maxillaire; *n*, nasal; *o*, opisthotique (gauche); *op*, postorbitaire; *p*, pariétal; *pa*, palatin; *pt*, ptérygoïde; *q*, carré; *q'*, carré gauche; *qj*, quadratojugal; *sq*, squamosal.

III. — Schéma du segment vertébral (côtes et côtes abdominales); *c*, corps de la vertèbre; *od*, arc supérieur; *r*, segment vertébral; *r'*, segment sternal de la côte thoracique; *b*, segment impair; *b'*, segment pair des côtes abdominales (deux par segment); *u*, apophyse oncinée.

IV. Patte antérieure gauche : *H*, humérus; *ant*, *ect*, trous épicondyliens; *R*, radius; *U*, cubitus; *r*, radial; *u*, ulnaire; *i*, intermédiaire; *c*,*c'*, centraux; 1-5, carpiens; *mt*, métacarpiens; *I-V*, doigts.

Les *pariétaux*, pairs chez les *Chéloniens* et les *Geckos*, sont impairs dans tous les autres groupes; sur la ligne médiane, se rencontre chez les *Sauriens*, et aussi chez les Batraciens fossiles, un orifice remarquable, où est enchâssé l'*œil pinéal*.

Les *frontaux*, impairs chez quelques Sauriens et chez les *Croco-*

diliens, forment le toit des cavités orbitaires, et ne prennent qu'une faible part à la protection du cerveau. Il n'en est pas ainsi toutefois chez les *Ophidiens*, où il n'existe pas de septum orbitaire, et où la région optique du cerveau est recouverte par les frontaux.

Il existe en outre très généralement deux os pairs, les *pré-* et les *post-frontaux* qui contribuent à former la ceinture orbitaire. C'est en avant de cette région qu'apparaissent pour la première fois les os *lacrimaux* (*Sauriens*, *Crocodiliens*).

Enfin les *nasaux* recouvrent plus ou moins complètement les capsules olfactives ; ils manquent chez les *Chéloniens*.

A la base du crâne, n'existe qu'un seul os de membrane, le *vomer*. Cet os est pair dans les types primitifs (*Rhynchocéphales*, *Plagiotrèmes*) ; dans les autres, les deux parties se soudent sur la ligne médiane en un vomer impair.

Sur les côtés du crâne, se trouvent encore d'autres os de membrane : en arrière, le *squamosal*, dans la région otique, à la fois en connexion avec le crâne et l'os carré dépendant de la mâchoire ; en avant, les *maxillaires* et les *prémaxillaires*, qui forment l'arcade dentaire; enfin, dans la région moyenne, les os *jugal* et *quadrato-jugal*, qui forment une *arcade zygomatique*, reliant le squamosal au maxillaire.

Appareil mandibulaire. — La mâchoire supérieure est attachée directement au crâne. Il y a donc autostylie. Les pièces qui dérivent du segment palato-carré sont toujours parfaitement ossifiées, et au nombre de trois : l'*os carré*, le *ptérygoïde*, le *palatin*. Chez l'*Hatteria*, le plus primitif des Reptiles, l'os carré est soudé au massif crânien, dont il fait partie intégrante. Ce caractère se retrouve chez les *Chéloniens* et les *Crocodiliens*. Mais chez les *Sauriens* et les *Ophidiens*, que nous avons réunis dans le groupe des *Plagiotrèmes*, l'os carré est mobile, et a la forme d'une longue baguette qui s'articule d'une part au crâne (squamosal), d'autre part à l'angle des deux mâchoires (fig. 502 et 504). Nous verrons le rôle de cette disposition chez les Serpents.

Dans ce même groupe, les pièces ptérygoïdes et palatines ont la forme de longues baguettes; elles conservent vis-à-vis du crâne une assez grande indépendance, et s'unissent avec lui par une articulation mobile, permettant à l'ensemble des deux mâchoires de se mouvoir tout d'une pièce.

Cette disposition se modifie notablement chez les *Crocodiliens* (fig. 503). Dans ce groupe, les ptérygoïdes (*s*), les palatins (*pt*), et en même temps qu'eux les maxillaires (*m*) et les prémaxillaires (*prm*) présentent à leur côté interne des expansions hori-

zontales, qui s'avancent vers le milieu de la cavité buccale, et arrivent à se rejoindre sur la ligne médiane. La cloison horizontale ainsi formée constitue alors le toit de la cavité buccale, et

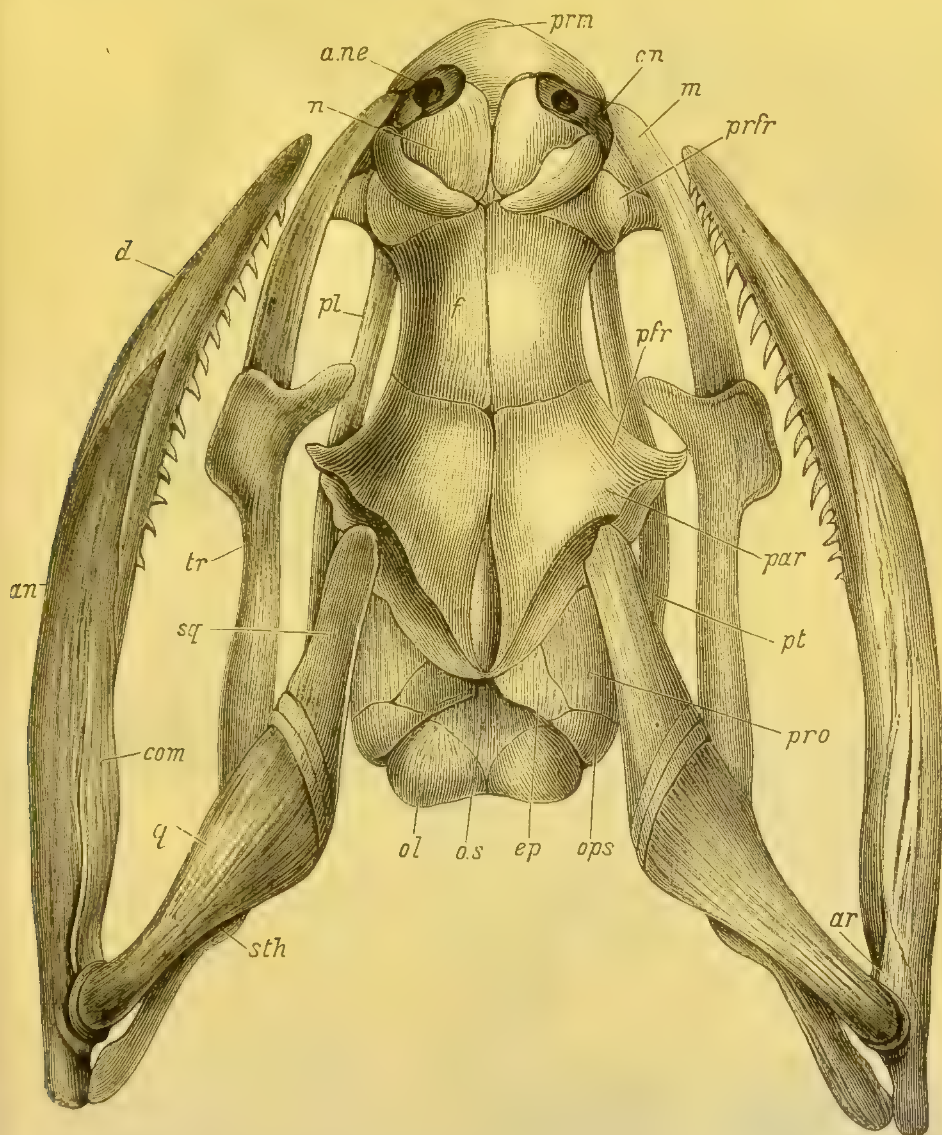


Fig. 502. — Crâne de *Tropidonotus natrix*, Boie. — Vue supérieure grossie cinq fois : *an*, angulaire ; *a.ne*, narine externe ; *ar*, articulaire ; *cn*, cartilage nasal ; *com*, complémentaire ; *d*, dentaire ; *ep*, épiotique ; *f*, frontal ; *m*, maxillaire ; *n*, nasal ; en arrière, le lacrymal ; *ol*, occipital latéral ; *ops*, opisthotique ; *os*, susoccipital ; *par*, pariétal ; *pfr*, post-frontal ; *pl*, palatin ; *prfr*, préfrontal ; *prm*, prémaxillaire ; *pro*, prootique ; *pt*, ptérygoïdien ; *q*, carré ; *sq*, squamosal ; *sth*, stylhyal ; *tr*, transverse (Parker).

le vomer, ainsi que les autres os de la base du crâne, qui formaient d'abord le plafond de la bouche, cessent d'avoir aucune connexion avec cette cavité. La rampe supérieure fait directement suite aux narines, et constitue les fosses nasales, que le

vomer, par une lame verticale médiane, vient séparer l'une de l'autre. Les fosses nasales communiquent toutefois avec la cavité

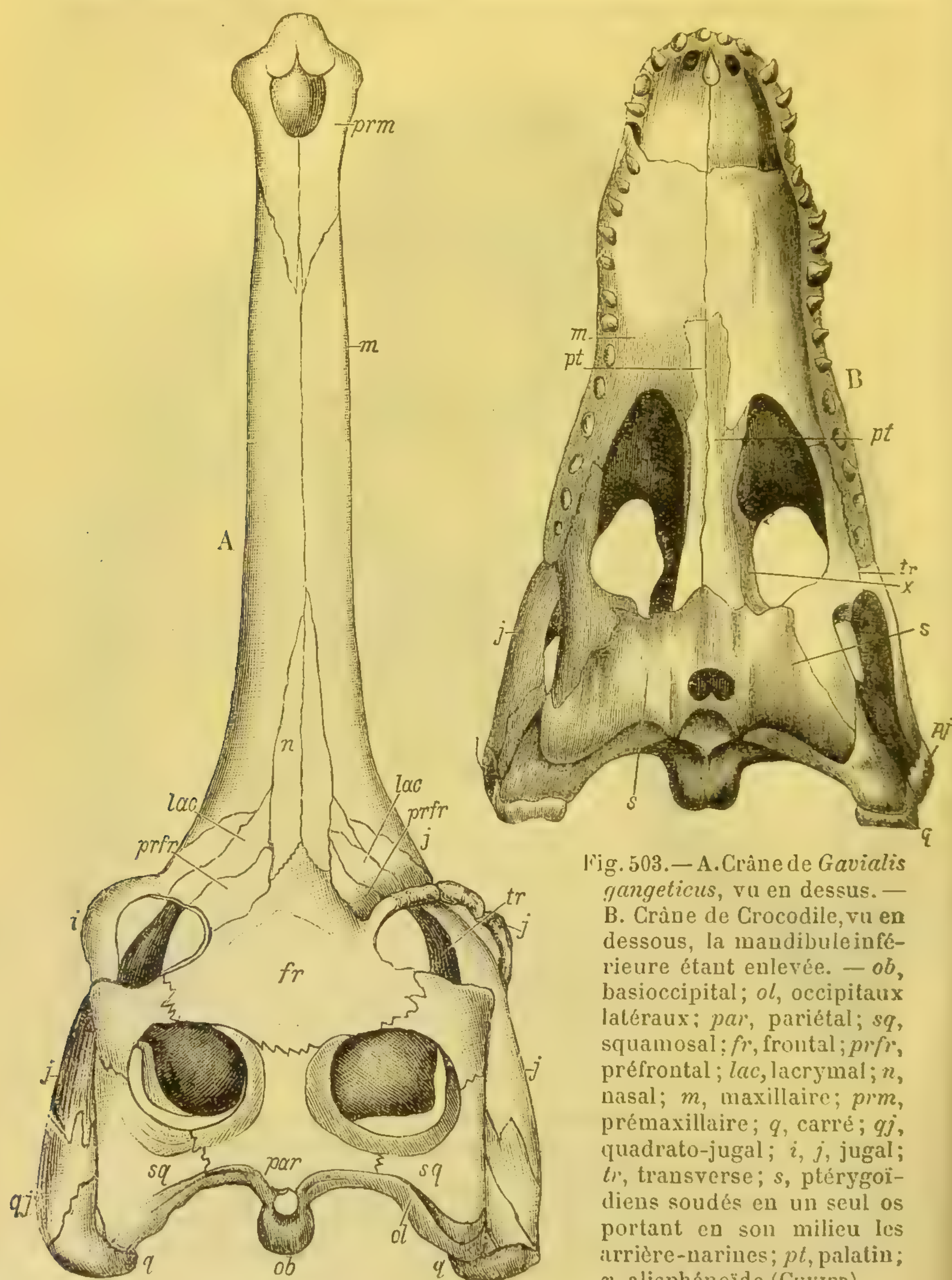


Fig. 503.— A. Crâne de *Gavialis gangeticus*, vu en dessus. — B. Crâne de Crocodile, vu en dessous, la mandibule inférieure étant enlevée. — *ob*, basioccipital; *ol*, occipitaux latéraux; *par*, pariétal; *sq*, squamosal; *fr*, frontal; *prfr*, préfrontal; *lac*, lacrymal; *n*, nasal; *m*, maxillaire; *prm*, prémaxillaire; *q*, carré; *qj*, quadrato-jugal; *i*, *j*, jugal; *tr*, transverse; *s*, ptérygoïdiens soudés en un seul os portant en son milieu les arrière-narines; *pt*, palatin; *x*, alisphénoïde (Cuvier).

buccale; mais leurs orifices, les arrière-narines, sont rejetés tout en arrière, entre les deux ptérygoïdiens.

Chez les *Chéloniens*, cette disposition est moins accentuée, et ne s'applique qu'aux maxillaires et prémaxillaires. Les deux

autres paires d'os, sont encore élargis en lamelles horizontales, mais ils sont attachés à la base du crâne, qu'ils se contentent de recouvrir, laissant voir sur la ligne médiane le basisphénoïde et le vomer (fig. 506).

Dans tous les groupes, sauf chez les *Chéloniens*, un os de membrane spécial, l'os *transverse*, unit le ptérygoïde et le palatin au maxillaire.

La mâchoire inférieure est tout entière osseuse; le cartilage de Meckel disparaît entièrement, remplacé en arrière par l'*articulaire*, os de cartilage, et en avant par des os de membrane, le *dentaire*, l'*angulaire*, le *supra-angulaire*, le *complémentaire*.

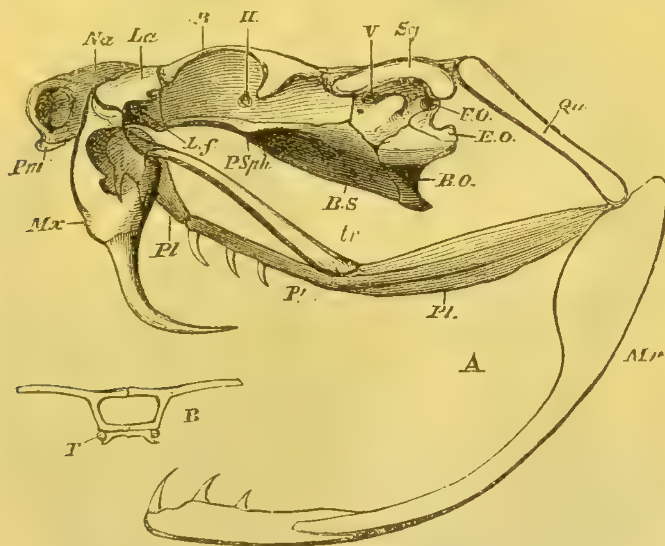


Fig. 504. — A. Crâne de *Crotalus horridus*, vu du côté gauche. — *BO*, basi-occipital; *EO*, exoccipitaux; *F.O*, fenêtre ovale; *sq*, squamosal; *V*, orifice du trijumeau; *BS*, basisphénoïde; *PSph*, présphénoïde; *II*, trou optique; *La*, lacrymal; *Na*, nasal; *Qu*, carré; *Pt*, ptérygoïdien; *tr*, transverse; *Pl*, palatin; *Mx*, maxillaire, supposé transparent; *Pm*, prémaxillaire; *Mx*, mandibule inférieure.
B, coupe transversale du crâne au point *B* de la figure précédente : *T*, trabécules cartilagineuses persistantes (Huxley).

Les deux moitiés de la mâchoire restent séparées par un ligament élastique chez les Serpents ; elles s'unissent par une suture chez les Crocodiliens et les Sauriens, mais ne se soudent d'une façon complète que chez les Tortues. Le mode d'articulation de la mâchoire est particulièrement remarquable chez les Serpents venimeux, que représente clairement la figure 504. L'os carré (*Qu*) a la forme d'une longue baguette, horizontale quand l'animal est au repos. Mais quand la bouche s'ouvre, l'os carré devient vertical et plie l'arc ptérygo-palatin (*Pt*, *Pl*); ce mouvement permet une plus large ouverture de la bouche; en même temps l'os transverse

fait basculer le maxillaire (*Mx*), et les dents venimeuses que porte ce dernier deviennent verticales, et sont prêtes à frapper.

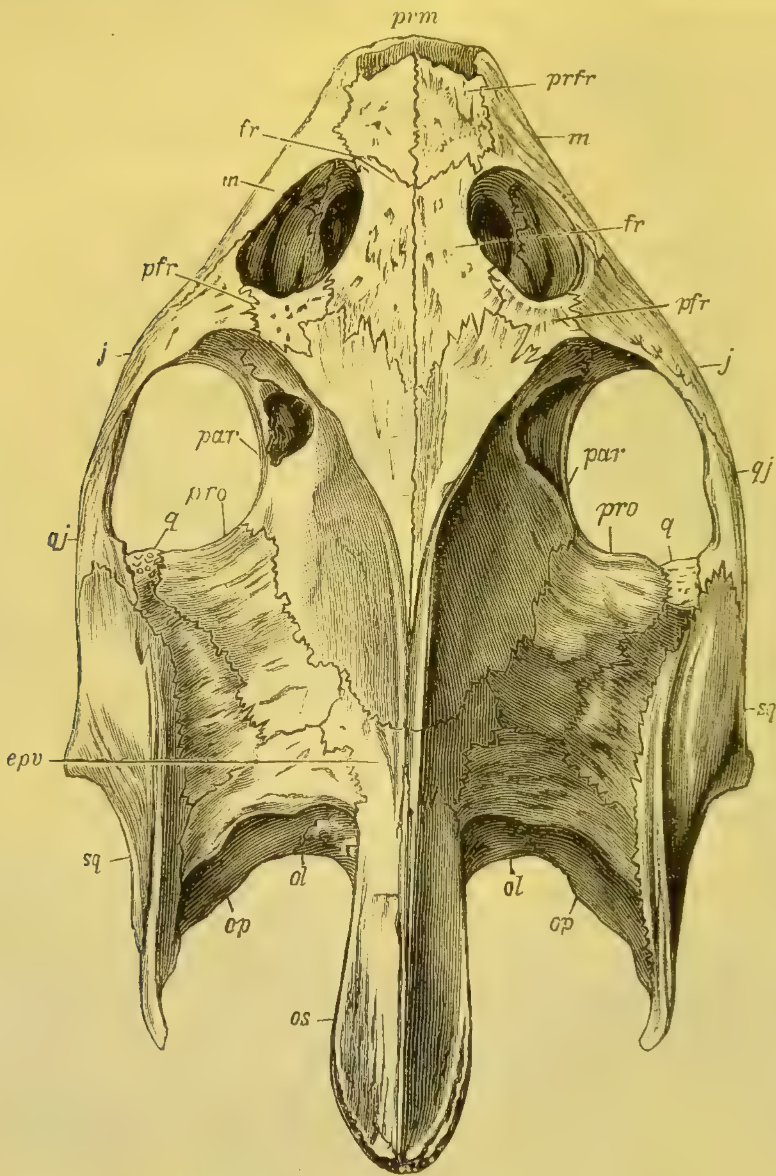


Fig. 505. — Face supérieure du crâne de *Trionyx* (gr. nat.). — *os*, sus-occipital; *ol*, occipitaux latéraux; *op*, opisthotique; *pro*, prootique; *par*, pariétaux; *fr*, frontaux; *pfr*, post-frontaux; *prfr*, préfrontaux dont on voit aussi une partie dans l'orbite; *sq*, squamosal; *q*, carré; *qj*, quadrato-jugal; *j*, jugal; *m*, maxillaire; *prm*, prémaxillaire (Hoffmann).

VI. Le système viscéral est excessivement réduit; il ne comporte plus en général qu'une plaque cartilagineuse, munie de deux cornes antérieures représentant les arcs hyoïdiens, et de deux cornes postérieures, correspondant à des arcs branchiaux. Ces cornes n'atteignent en général pas le crâne. Toutefois, chez

les *Rhynchocéphales*, les cornes antérieures remontent jusqu'au crâne, et on les trouve unies à l'étrier, qui, nous l'avons déjà vu, correspond à l'hyomandibulaire.

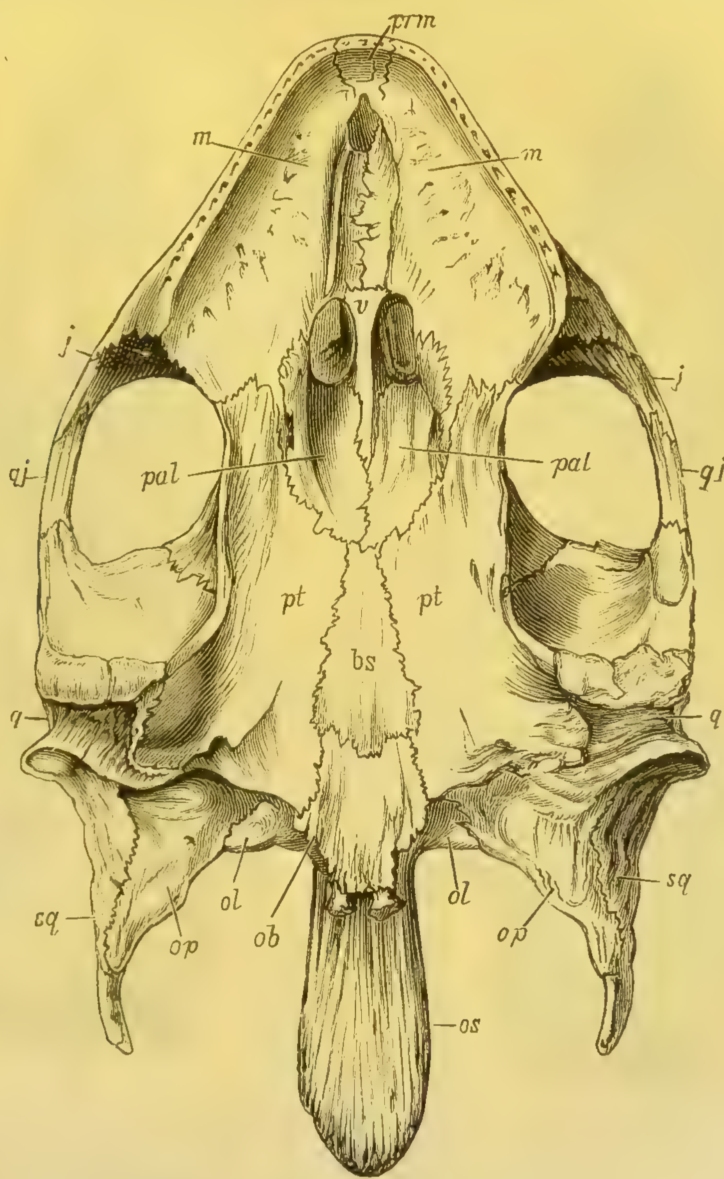


Fig. 506. — Face inférieure du crâne de *Trionyx* (gr. nat.). — *ob*, basi-occipital ; *bs*, basi-sphénoïde ; *pt*, ptérygoïdien ; *pal*, palatin ; *v*, vomer ; entre lui et les palatins, les deux arrière-narines ; les autres lettres comme dans la figure 505 (Hoffmann).

D. Oiseaux (1). — Le crâne des Oiseaux présente dans sa structure beaucoup de faits qui le rapprochent de celui des Reptiles. Il pourra être étudié rapidement, d'autant plus qu'il

(1) Selenka et Gadow, Bronns Thierreich. *Aves*.

présente une constance absolue dans toute l'étendue du groupe (fig. 507 et 508).

L'un des caractères les plus frappants est la soudure précoce

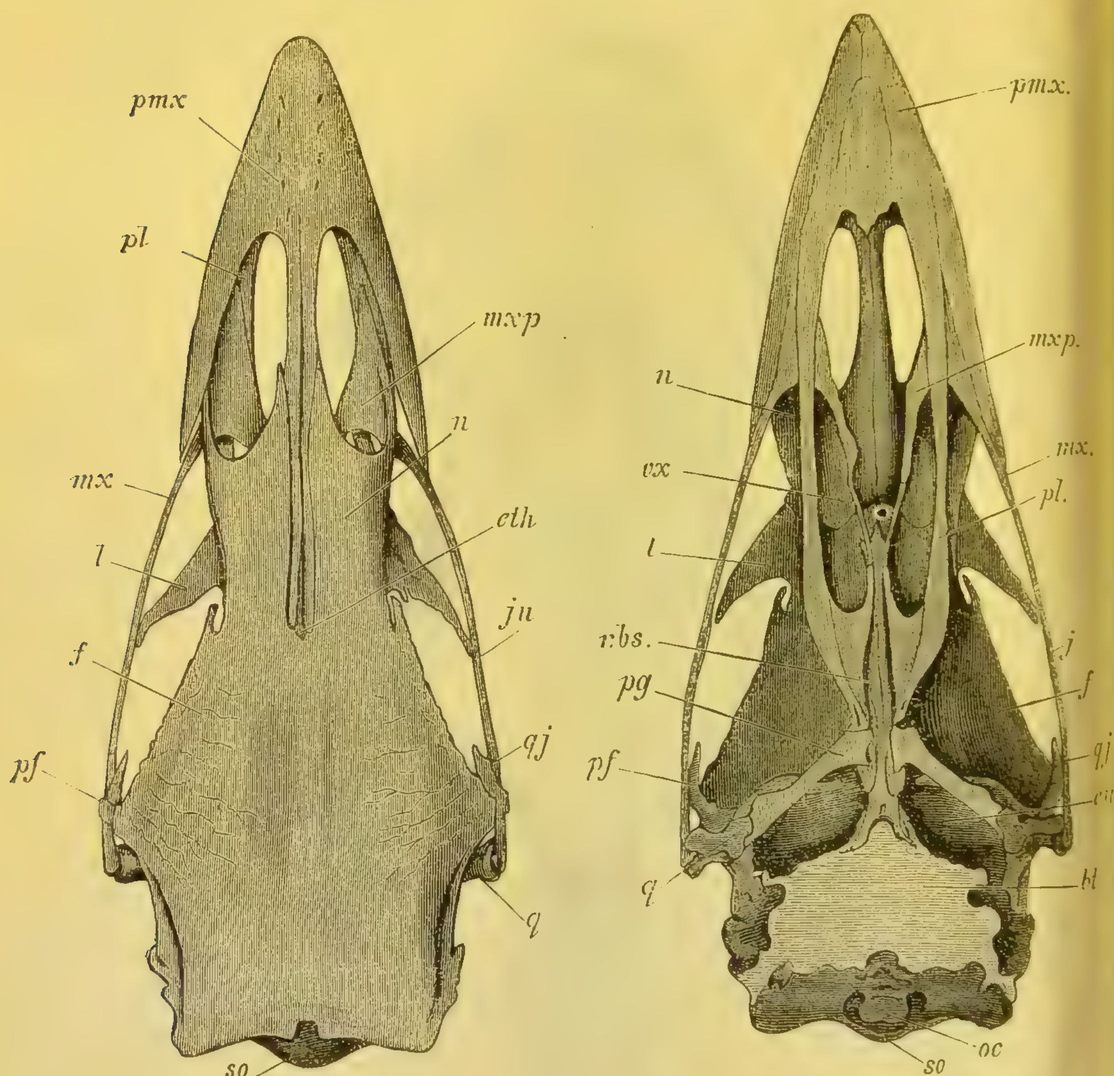


Fig. 507. — Faces supérieure et inférieure du crâne de *Meleagris mexicana*. — *so*, sus-occipital; *oc*, condyle occipital, porté par le basi-occipital; *fr*, frontal; *pf*, processus postfrontal; *n*, nasal; *l*, lacrymal; *eth*, ethmoïde compris entre les deux processus nasaux des prémaxillaires; *q*, carré; *qj*, quadrato-jugal; *j*, jugal; *mx*, maxillaire; *mxp*, apophyse palatine du maxillaire; *pmx*, prémaxillaire; *bt*, basi-temporal; *pg*, ptérygoïdien; *rbs*, rostre du basi-sphénoïde; *vx*, vomer; *pl*, palatin.

des os qui le constituent. Les sutures qui les séparaient s'oblitèrent rapidement; il faut s'adresser à de très jeunes individus pour les voir encore distincts. La soudure des capsules sensorielles avec le crâne est aussi absolument complète. — Dans la région des orbites, existe un septum interorbitaire ossifié, qui rétrécit brus-

quement la cavité crânienne. Il est formé par les ali- et les orbito-sphénoïdes. — Enfin le condyle occipital, unique comme chez la plupart des Reptiles, au lieu de se trouver à la partie postérieure du crâne, sur les bords du trou occipital, est rejeté à la

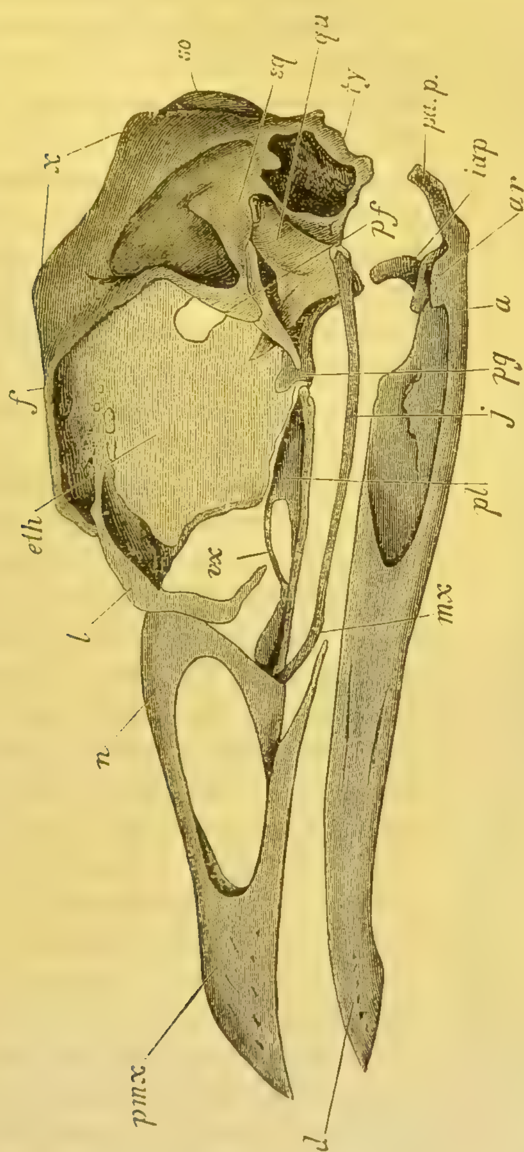


Fig. 508. — Vue latérale du crâne de *Meleagris mexicana*. — *x*, dilatation de la région pariétale; *ty*, cavité tympanique ouverte; *ar*, articulaire; *a*, angulaire; *pap*, *iap*, ses apophyses postérieure et externe; *d*, dentaire; les autres lettres comme dans la figure 507.

partie inférieure, si bien que la direction du crâne est perpendiculaire à celle de la colonne vertébrale.

La voûte du crâne est formée par une plaque continue, résultant de la soudure des *pariétaux*, des *frontaux* et des *nasaux*. Elle est échancrée latéralement par l'orbite, que limite en avant une apophyse représentant l'*os lacrymal*. A la partie antérieure, se trouve le bec, formé par les *prémaxillaires*. En arrière de ceux-ci

et latéralement, se trouve une mince tige formée par le *maxillaire*, le *jugal* et le *quadrato-jugal*. Elle s'articule d'une part à la portion nasale du crâne, de l'autre à l'*os carré*. Ce dernier est mobile, et s'articule en haut avec le *squamosal*, qui fait également partie de la plaque frontale. Cette double articulation permet à la mandibule supérieure une certaine mobilité.



Fig. 509. — Os hyoïde de *Phœnicopterus rubra*, L. — *bh*, basihyal ; *ch*, cérato-hyal ; bb_1, premier basi-branchial; en arrière le deuxième basi-branchial; cb_1, eb_1, cérato- et épibranchial du premier arc.

La base du crâne présente sur la ligne médiane, en avant du basioccipital, le *basisphénoïde*, qui se prolonge en avant par un rostre médian, embrassé latéralement par les *vomers*. Ceux-ci à leur tour s'articulent avec une apophyse des maxillaires, l'*apophyse maxillo-palatine*, qui les continue en avant.

Sur les côtés, le basisphénoïde est relié aux os du bec par les *palatins*, aux os carrés par les ptérygoïdes.

Enfin un os de membrane, le *basitemporal*, recouvre en arrière la région occipitale. C'est peut-être le représentant du parasphénoïde des Anamniotes.

La *mandibule* est formée des éléments que nous avons trouvés chez les Reptiles ; mais ils se soudent de bonne heure. Toutefois les os dentaires, qui se sont soudés l'un à l'autre sur la ligne médiane, restent fréquemment séparés, par du cartilage ou des ligaments, des pièces postérieures.

L'*os hyoïde* (fig. 509) est formé de trois parties : l'antérieure comprend une pièce médiane, le *basihyal* ou os *entoglosse*, et deux cornes courtes, dont chacune répond à un *cérato-hyal* ; la partie moyenne est formée aussi d'une pièce impaire, le premier basibranchial, portant aussi deux cornes, celles-là fort longues et dirigées en arrière ; chacune d'elles est formée de deux pièces, qui représentent le *cérato-* et l'*épi-branchial* du premier arc. Enfin la

partie postérieure n'a qu'une pièce impaire représentant le second basibranchial.

E. Mammifères (1). — Le crâne des *Mammifères*, qui fait comme celui des Oiseaux un angle avec le rachis, est surtout remarquable en ce qu'il se divise nettement en deux parties : le *crâne* proprement dit, placé autour du cerveau, et la *face*, qui relie le crâne à l'appareil masticateur. Son étude nous sera facilitée par les ressemblances qu'il présente avec le crâne de l'homme, que nous supposons connu.

I. La *région occipitale* est formée des quatre os ordinaires; mais ils se soudent en général pour former un seul os; le supra-occipital ou interpariétal (os de membrane) s'y joint aussi à la portion supérieure.

II. La *zone otique* est constituée par un os, le *temporal.* Il est lui-même le résultat de la soudure de tous les os otiques : ainsi la plus grande partie du rocher est formée par le prootique; l'apophyse mastoïde correspond à l'épi- et à l'opistho-otique.

Le *squamosal*, que nous avons vu, chez les Oiseaux et les Reptiles, s'étendre au-devant de la capsule auditive, vient lui-même se souder aux os otiques pour former le temporal. Ce n'est qu'au niveau même de la capsule auditive, qu'il en reste distinct, de façon qu'une cavité reste ménagée en avant de l'oreille interne, c'est la caisse du tympan. L'*anneau tympanique*, sur les bords duquel est fixé le tympan, est une dépendance du squamosal. Il s'en sépare de bonne heure pour aller se mettre en rapport avec l'*os pétreux*, résultant de l'union des os otiques. Chez beaucoup de Mammifères il reste distinct toute la vie. Le reste du squamosal forme en outre l'écaille du temporal et une portion de l'arcade zygomatique; c'est lui qui porte la cavité glénoïde, où vient s'articuler le maxillaire inférieur. Il reste distinct chez les Marsupiaux. Enfin le temporal est complété par l'*apophyse styloïde*, qui est une dépendance de l'arc hyoïdien.

III. Sur la ligne médiane, en avant du basioccipital, se trouve le *basisphénoïde*, qui porte les *alisphénoïdes* ou grandes ailes à sa partie supérieure, et les *apophyses ptérygoïdes* à sa partie inférieure. Ces dernières ne se soudent que fort tard au sphénoïde. Elles n'en font pas en effet morphologiquement partie; les apophyses externes sont des os de cartilage, dérivant sans doute du premier arc viscéral; les apophyses internes sont au contraire des os de membrane, développés dans le plafond de la cavité buccale. L'ensemble de toutes ces parties forme le *postsphénoïde*.

(1) Parker et Bettany, Londres, 1877. — Parker, Ph. Tr., 1874, t. CLXIV; Pr. R. S., 1884-1885.

En avant encore, se trouve le *présphénoïde*, qui porte latéralement les *orbitosphénoïdes* ou petites ailes. Le présphénoïde et le postsphénoïde restent séparés dans la plupart des cas; chez l'homme, on sait qu'ils se soudent en un seul os, le sphénoïde.

IV. En avant se trouve enfin un os, formé aux dépens de l'extrémité antérieure des trabécules. C'est la *lame criblée de l'ethmoïde*.

V. Les parois de la capsule nasale s'ossifient en donnant la lame perpendiculaire de l'ethmoïde, d'une part; les masses latérales avec les cornets, d'autre part. Tout cet ensemble s'unit avec la lame criblée en un seul os, l'*ethmoïde*. Les cornets inférieurs restent parfois cependant isolés. Une portion de la capsule nasale reste cartilagineuse et constitue les cartilages du nez.

VI. Sur la voûte du crâne, se développent, comme os de membrane, les *frontaux* et les *pariétaux*. Un os impair, l'*interpariétal*, peut séparer ces derniers; mais en général il se soude avec l'occipital, quoique formé aux dépens d'une membrane.

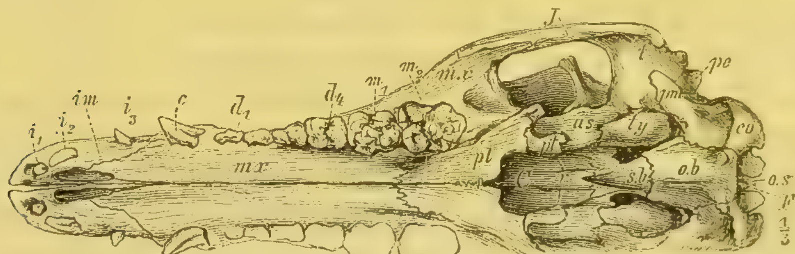


Fig. 510. — Crâne de *Sus scrofa*, vu par sa partie inférieure. — *as*, alisphénoïde; *C*, narines internes; *F*, trou occipital; *co*, condyles occipitaux; *im*, intermaxillaire; *j*, jugal; *mx*, maxillaire; *ob*, basi-occipital; *os*, sus-occipital; *pe*, pétreux; *pl*, palatin; *pm*, apophyse mastoïde; *pt*, ptérygoïde; *sb*, basi-sphénoïde; *t*, cavité glénoïde du temporal (squamosal =); *ty*, tympanique; *v*, vomer; i_1, i_2, i_3, incisives; *c*, canine; d_1-d_4, prémolaires; m_1, m_2, molaires.

Les os de membrane de la face sont nombreux et compliqués. Au-dessus de la capsule nasale, se développent en avant les os *nasaux;* sur la ligne médiane se constitue le *vomer*; sur les parois, séparant la fosse nasale de l'orbite, se trouve le *préfrontal*, qui se soude à l'ethmoïde, dont il forme la *lame papyracée*. Entre l'ethmoïde et l'orbite se trouve l'*os lacrymal*, qui est fort réduit et même peu constant. Les autres os de la face sont en rapport avec la mâchoire supérieure. Ce sont les *prémaxillaires*, ou *os incisifs*, et les *maxillaires*, qui forment la voûte du palais, avec les *palatins;* ces derniers sont, chez les Mammifères, des os de membrane développés dans le plafond de la cavité buccale.

VII. Le premier arc viscéral a subi chez les Mammifères les

transformations les plus remarquables que l'anatomie nous ait donné de constater. Elles ont été démontrées par les recherches embryogéniques d'Huxley et de Parker (fig. 511).

Au début du développement, dans le premier mois chez l'homme, les arcs mandibulaire et hyoïdien, très semblables entre eux, ont des connexions analogues à celles que nous avons rencontrées chez les Vertébrés inférieurs. Ils s'unissent sur la ligne médiane avec leurs congénères placés de l'autre côté. Tous les deux s'articulent ensemble à leur extrémité dorsale au niveau de la région otique. Bientôt l'arc mandibulaire se renfle à cette extrémité, qui correspond à la région de l'os carré, sans qu'il y ait de séparation avec le reste de l'arc qui constitue le cartilage de Meckel. Pendant ce temps, le squamosal s'est étendu au-dessus de la région otique, recouvrant l'extrémité dorsale des deux arcs considérés. Tout autour, il se soude au prootique de façon à constituer une cavité, où sont enfermées ces extrémités. A la région inférieure toutefois, la soudure ne se fait pas, et il persiste une fente, la *scissure de Glaser*, par où passent le prolongement de l'arc mandibulaire unissant le cartilage carré au cartilage de Meckel, et, en même temps, une branche du trijumeau, la *corde du tympan*.

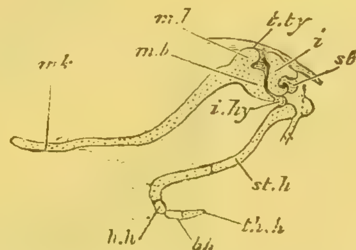


Fig. 511. — Vue latérale des arcs mandibulaire et hyoïdien d'un embryon de Porc. — *mk*, cartilage de Meckel; *ml*, corps du marteau; *mb*, manche du marteau; *i*, enclume; *st*, étrier; *t ty*, membrane du tympan; *i.hy*, ligament interhyal; *st.h*, styl-hyal; *hh*, hypohyal; *bh*, basi-branchial; *th.h*, rudiment du premier arc branchial (Parker).

Un peu plus tard, par régression du cartilage, la portion supérieure de l'arc se sépare du cartilage de Meckel, et donne deux osselets de l'oreille : le *marteau* (*mb*, *ml*) et l'*enclume* (*i*). Cette dernière correspond à l'*os carré*, le premier à l'*articulaire* des Téléostéens, qui est, on se le rappelle, la portion supérieure ossifiée du cartilage de Meckel (*mk*). Ce dernier, d'abord libre, est bientôt englobé par les os de membrane que nous avons décrits chez les Reptiles, mais un seul os semble ici se développer, c'est le *dentaire*, dont l'ossification donne le maxillaire inférieur. Ce dernier os vient s'articuler dans une apophyse glénoïde du temporal, ou plus exactement du squamosal. Il y a donc une différence morphologique profonde dans l'articulation de la mâchoire inférieure, considérée chez les Mammifères et chez les autres Vertébrés. Chez ces derniers, l'articulation se fait entre l'os carré et l'articulaire. Cette *articulation primaire* est

représentée chez les Mammifères par l'articulation de l'enclume et du marteau. A sa place s'est constituée une *articulation secondaire*, réalisée entre deux os de membrane, le squamosal et le dentaire.

Le segment supérieur de l'arc mandibulaire, le ptérygo-palatin, semble atrophié chez les Mammifères, et les os palatins et ptérygoïdes paraissent être surtout des os de revêtement; il n'est pas impossible cependant qu'on trouve à leur intérieur des restes de l'os primaire correspondant.

D'après Kölliker, le marteau serait lui-même un os d'origine complexe. Son apophyse grêle serait développée aux dépens

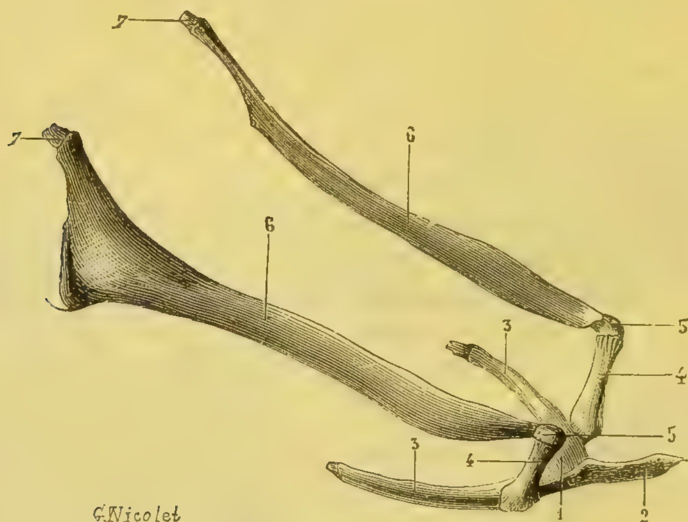


Fig. 512. — Os hyoïde de Cheval. — 1, corps de l'hyoïde (basihyal + basibranchiaux); 2, prolongement lingual; 3, grandes cornes (hypobranchiaux); 4, petites cornes (hypo-hyal); 5, 6, cérato-hyal; 7, articulation avec le styl-hyal (apophyse styloïde du temporal) (Chauveau).

d'un os de membrane qui recouvre, chez les Poissons, la portion supérieure du cartilage de Meckel, et qui est lui aussi recouvert par le squamosal; c'est l'*angulaire*, qui s'unit plus tard au marteau primaire.

En arrière, l'enclume est en rapport au moyen de l'os lenticulaire avec l'étrier (*st*). D'après les recherches les plus récentes, celui-ci est un os dont l'origine est complexe (1). Sa sole, appliquée sur la fenêtre ovale, est un produit direct de l'ossification de la paroi de la capsule otique ; son arcade semble au contraire développée aux dépens de la portion supérieure de l'arc hyoïdien; ce serait l'hyo-mandibulaire (Salensky, Gradenigo, Rabl). Sa forme

(1) Gegenbaur et Reichert le considéraient comme une dépendance exclusive de l'arc hyoïdien, tandis que Kölliker le rattache au mandibulaire.

vient de ce qu'il est traversé, dans la vie embryonnaire, par un petit rameau de la carotide interne, qui s'atrophie plus tard (Salensky), sauf dans quelques Insectivores isolés (*Taupe*, *Hérisson*).

Une preuve de l'origine différente des osselets de l'oreille peut être tirée de l'innervation : le muscle du marteau est innervé par le trijumeau, qui correspond au premier arc; celui de l'étrier par le nerf facial, correspondant au second arc.

Le reste de l'hyoïde constitue un cordon continu, allant de la région otique à la plaque osseuse qui résulte de la fusion des basibranchiaux, l'*os hyoïde ;* certaines parties de cette chaîne seulement s'ossifient, la portion dorsale (styl-hyal) forme l'*apophyse styloïde*, soudée au temporal ; la portion ventrale (hypo-hyal) forme les *cornes antérieures* de l'os hyoïde. La portion moyenne (cérato-hyal) peut demeurer à l'état cartilagineux ou se transformer en simple ligament; mais l'ossification se produit normalement dans certains types (Cheval) et accidentellement dans les autres (fig. 512).

Les arcs branchiaux ne sont plus représentés chez les Mammifères que par le corps de l'hyoïde, qui représente la somme du basi-hyal et des basi-branchiaux, et par les petites cornes, qui sont les premiers hypo-branchiaux.

§ 4. — *Squelette des membres.*

Les membres sont les appendices du tronc. Ce sont les organes du mouvement. On les distingue en *membres pairs* et en *membres impairs*. Ces derniers sont particuliers aux Poissons. Il convient de les étudier tout d'abord.

A. — Membres impairs.

A l'origine, dans l'embryon, une crête continue apparaît sur la ligne médiane du corps, tant dans la région dorsale que sur la face ventrale. Elle ne ménage que la tête. Cette disposition est réalisée chez un certain nombre de types; mais en général cette crête se divise par régression sur certains points en trois parties distinctes, formant ainsi trois sortes de nageoires : nageoire dorsale (= *épiptère*), nageoire ventrale (= *hypoptère*), nageoire caudale (= *uroptère*).

Ces nageoires sont soutenues par un squelette spécial, qui affecte des rapports étroits avec la colonne vertébrale, mais se développe tout à fait indépendamment de celle-ci, et n'entre que secondairement en relation avec elle (fig. 513).

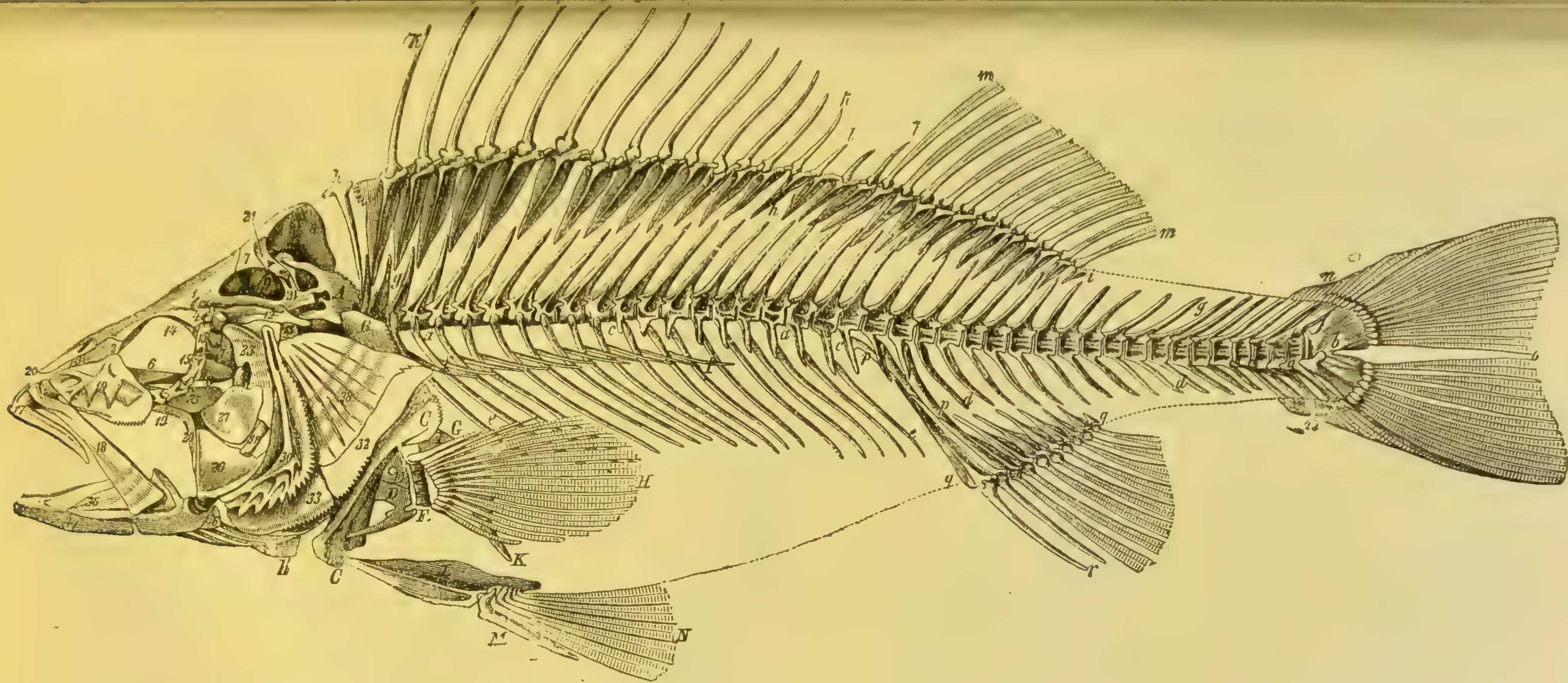


Fig. 513. — Squelette de la Perche. — 1, frontal; 2, préfrontal; 3, ethmoïde; 4, postfrontal; 5, pariétal; 6, parasphénoïde; 7, pariétal; 8, supraoccipital; 9, basi-occipital; 10, occipital latéral; 12, ptérotique; 13, opisthotique; 14, ali-sphénoïde; 15, os post-orbitaires; 17, prémaxillaire; 18, maxillaire; 19, os anteorbitaire; 20, nasal; 21, épiotique; 23, hyomandibulaire; 24, jugal; 25, méso-ptérygoïdien; 26, carré; 27, métapérygoïdien; 28, operculaire; 30, préoperculaire; 31, symplectique; 32, sous-operculaire; 33, interoperculaire; 34, dentaire; 35, articulaire; 36, angulaire; *a*, corps vertébraux; *b*, pièces terminales soutenant la nageoire caudale; *c*, apophyses transverses; *d*, arcs inférieurs; *e*, côtes; *f*, appendices des côtes (arêtes); *g*, apophyses épineuses; *h*,*i*, os interépineux; *k*, rayons épineux de la première épiptère; *l*, *m*, rayons de la deuxième épiptère; *n*,*o*, rayons de l'uroptère; *p*, supports de l'hypoptère; *q*, rayons interépineux de l'hypoptère; *r*, rayons de l'hypoptère. — *A*, post-temporal; *B*, supra-claviculaire; *C*, claviculaire; *D*, coracoïde; *E*, scapulum; *F*, pièces basales; *G*, rayon marginal, articulé avec la quatrième basale; *H*, rayons ramifiés de la nageoire pectorale; *K*, postclaviculaire; *L*, ceinture pelvienne; *M*, rayon épineux; *N*, rayons mous de la nageoire abdominale (Cuvier).

Ce squelette est constitué par des baguettes cartilagineuses ou osseuses, les *rayons de la nageoire* (*k*,*m*). Ces rayons s'articulent avec d'autres baguettes, les *rayons interépineux* (*h*, *i*), qui elles-mêmes sont en relation avec les apophyses épineuses des vertèbres. Cette relation s'établit de diverses façons. Tantôt il y a articulation directe et les rayons de la nageoire correspondent aux vertèbres, par exemple chez le *Protopterus*. Tantôt, au contraire, les rayons sont placés dans l'intervalle de deux vertèbres, c'est le cas le plus général. De là le nom de rayons interépineux. Il peut d'ailleurs exister dans chaque espace intervertébral soit un, soit deux ou même trois os interépineux. Chez les *Sélaciens*, ces pièces intermédiaires manquent complètement. Par contre dans la région ventrale, où les apophyses épineuses n'existent pas, elles sont parfaitement développées.

La forme des rayons mêmes de la nageoire est assez variable. Ils appartiennent à deux types, suivant que ce sont des épines rigides, terminées en pointe au sommet (*k*, *r*), ou au contraire des rayons flexibles divisés en pinceau à leur extrémité, et formés de petits articles, mobiles les uns sur les autres (*m*, *o*). Tous les passages existent d'ailleurs d'un type à l'autre.

Les premiers, quand ils existent, se trouvent toujours à la partie antérieure des nageoires. Leur présence dans l'épiptère caractérise les Acanthoptérygiens. D'une manière générale d'ailleurs les rayons sont d'autant mieux développés qu'ils sont plus antérieurs. C'est ainsi que chez les Salmonidés, beaucoup de Siluridés et de Scopélidés, la seconde épiptère est absolument dépourvue de rayons ; on l'appelle la *nageoire adipeuse*.

Chez l'*Echeneis Remora*, la partie épineuse de l'épiptère s'est transformée en un disque adhésif, dont l'animal se sert comme d'une ventouse pour s'attacher aux corps extérieurs. Ce disque se compose de deux séries de plaques transversales (de 12 à 27) placées les unes derrière les autres, et soutenues chacune par un des rayons de la nageoire modifié.

C'est encore à une modification des trois premiers rayons de l'épiptère que sont dus les appendices céphaliques connus sous le nom de *filaments pêcheurs* (*Lophius*, *Melanocætus*, etc.).

Des traces de membres impairs se retrouvent chez les Batraciens, soit toute la vie (plusieurs Pérennibranches), soit seulement dans la période larvaire. Mais jamais il n'existe d'appareil squelettique correspondant. Il faudrait en dire autant des expansions cutanées qui apparaissent exceptionnellement dans les types de groupes supérieurs adaptés à la vie aquatique (*Cétacés*).

B. — Membres pairs.

Les membres pairs sont typiquement et fondamentalement au nombre de quatre chez tous les Vertébrés ; il existe en effet une paire de membres antérieurs, et une paire de membres postérieurs ; les premiers et les seconds sont construits sur un plan analogue, et ne diffèrent que par des modifications de détail.

Il peut, par suite d'adaptations spéciales, y avoir avortement de l'une des deux paires ou des deux à la fois. Dans le premier cas, c'est presque toujours la paire postérieure qui manque. Des exemples semblables peuvent se trouver dans tous les groupes. Mais les Cyclostomes sont les seuls Vertébrés où les membres manquent par suite d'une infériorité morphologique réelle, et n'ont jamais dû exister. Chez tous les autres, leur absence est due à une disparition ; c'est un phénomène secondaire. C'est ce qui a lieu chez les Plectognathes, les Physostomes Apodes, où les nageoires abdominales disparaissent, et dans quelques types des mêmes groupes, où toutes les nageoires paires manquent.

Parmi les Reptiles, les ondulations du corps et de la queue chez les Sauriens aident beaucoup à la locomotion. Aussi les membres peuvent-ils disparaître. Le groupe des Brévilingues nous montre tous les stades de cette disparition. *Chez les Annulés* (*Amphisbæne*) ils manquent complètement (sauf chez le *Chirotes*), et leur absence est un caractère essentiel de la classe des Serpents.

Parmi les Oiseaux, c'est en général sur le membre antérieur que porte la réduction, qui caractérise le groupe des Coureurs.

Enfin chez les Mammifères, les membres postérieurs seuls manquent aux Cétacés ; encore quelques types possèdent-ils des rudiments de ceinture pelvienne.

Bien que les membres des Vertébrés aériens soient bien différents des nageoires des Poissons, au point qu'on ne peut les y rattacher qu'au moyen d'hypothèses encore discutées, il semble certain que les premiers tirent leur origine des secondes; pour connaître la signification morphologique des membres des Vertébrés, il suffira donc de rechercher l'origine des nageoires des Poissons.

Deux théories ont été émises à cet égard. La première, exposée par Gegenbaur, considère les membres comme une dépendance du squelette branchial. Celui-ci est en effet formé d'arcs successifs dont chacun porte une série de rayons osseux, primitivement tous égaux. Qu'on imagine que l'un d'entre eux prenne sur tous les autres une prédominance considérable, au point qu'il

semble constituer un axe, dont les autres rayons ne sont qu'une dépendance et sur lequel ils viennent s'attacher, et nous aurons, d'après Gegenbaur, la forme fondamentale du membre antérieur, l'*archipterygium*. Ce type, qui est réalisé chez les *Dipneustes* (fig. 493 B), est ainsi constitué par un axe portant de chaque côté une série de rayons.

Cette théorie prête à de graves objections. Il est en effet remarquable que les Sélaciens, qui sont les plus inférieurs des Poissons pourvus de nageoires, ne présentent aucun caractère qui rappelle de près ou de loin une pareille origine. En outre, à supposer qu'elle soit applicable aux membres antérieurs, comment l'adapter aux membres postérieurs ? Il faudrait alors, ou supposer à ceux-ci une nature différente, ce qui est contraire à toute vraisemblance, ou admettre avec Gegenbaur l'émigration vers la partie postérieure d'un arc branchial, processus bien difficile à comprendre.

La seconde théorie nous semble plus satisfaisante. Elle a été mise en avant par Balfour, et appuyée depuis par les recherches de Thacker (1), de Mivart (2), d'Haswell, de Dohrn. Chez les embryons d'Élasmobranches, et particulièrement chez la Torpille, on voit apparaître un bourrelet épiblastique continu, sur chacun des côtés du corps. Ce bourrelet commence après la dernière fente branchiale, et s'incurve vers la partie inférieure du corps, de façon à aller rejoindre le bourrelet qui doit donner naissance à la nageoire impaire inférieure. Plus tard ce bourrelet se résorbe sur une grande partie de son étendue et ne subsiste que sur quatre points, où il se développe ; il reçoit à son intérieur un repli mésoblastique, pour donner naissance aux nageoires définitives. Donc, tout comme les membres impairs, les membres pairs forment à l'origine une nageoire continue sur les côtés du corps. Dans cette théorie, les membres pairs doivent être considérés non seulement comme homologues entre eux, mais de plus comme ayant une origine identique à celle des membres impairs. La structure du squelette adulte peut d'ailleurs donner de nouveaux arguments pour l'assimilation des nageoires paires et impaires. Quelles que soient l'origine et les homologies des membres, on doit distinguer pour chaque paire : les deux membres proprement dits, et la ceinture qui rattache ces membres au tronc. De là quatre paragraphes :

1° Ceinture scapulaire ;
2° Ceinture pelvienne ;
3° Membres antérieurs ;
4° Membres postérieurs.

(1) Thacker. *Median and paired fins*, Trans. of Connecticut Acad., t. III, 1877.
(2) Mivart. *On the fins of Elasmobranchs*. Tr. Zool. Soc., t. X, 1879.

1° Ceinture scapulaire.

A. Poissons. — Le type le plus simple de la ceinture thoracique se rencontre chez les Élasmobranches, où elle a la forme d'une bande cartilagineuse courbée en cercle autour des parois du thorax, après le dernier arc viscéral. Les deux moitiés de cette bande sont soudées à la face ventrale, mais séparées dans la région du dos (fig. 514, *co* + *sc*).

Un bourrelet cartilagineux, entrant dans la constitution de la

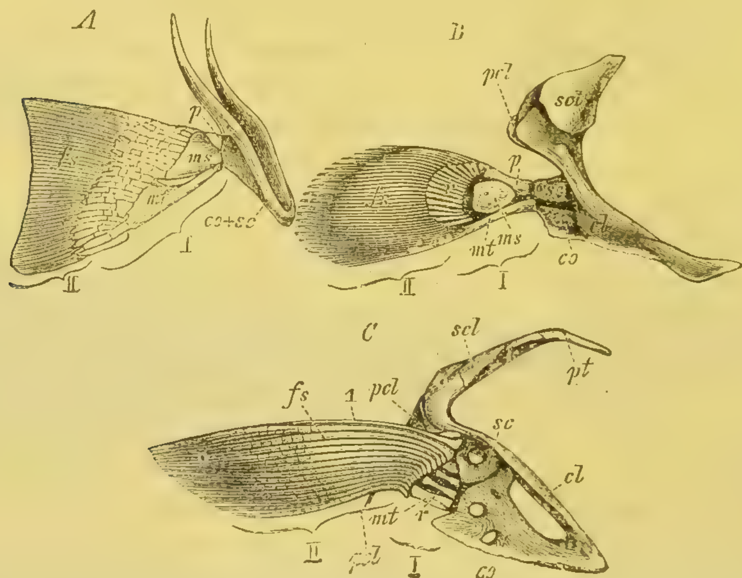


Fig. 514. — Ceinture scapulaire et membres antérieurs des Poissons. — A, *Heptanchus* (Sélaciens); B, *Polypterus* (Crossoptérygiens); C, *Salmo lacustris*. — Ceinture scapulaire primaire : *co*, coracoïde ; *sc*, scapulum. — Ceinture scapulaire secondaire : *cl*, claviculaire; *pcl*, post-claviculaire; *scl*, supra-claviculaire; *pt*, post-temporal, s'articulant au crâne. — I. Squelette primaire de la nageoire : *p*, proptérygium ; *ms*, mésoptérygium ; *mt*, métaptérygium ; *r*, rayons. — II. Squelette secondaire de la nageoire : *fs*, rayons secondaires; 1, le premier d'entre eux.

cavité glénoïde où vient s'insérer le membre, s'élève sur la face externe de la bande cartilagineuse, qu'elle divise en deux parties : une portion dorsale, l'*omoplate* ou *scapulum*, une ventrale, le *coracoïde*.

Dans les autres groupes de Poissons, cette ceinture primitive se retrouve constamment, soit à l'état cartilagineux soit à un état d'ossification plus ou moins avancé. En général, on peut y distinguer trois éléments, le segment ventral se divisant lui-même en deux : le *coracoïde* et le *procoracoïde*. Cette portion primitive de la ceinture scapulaire est d'ailleurs bien plus réduite que chez les Sélaciens. Les deux moitiés ne sont jamais réunies sur la ligne

médiane, et s'avancent peu dans la région dorsale. Mais à côté de ces éléments primaires, apparaissent, à partir des *Ganoïdes*, un certain nombre d'os, d'origine dermique, qui constituent la *portion secondaire de la ceinture scapulaire*. Ils sont chargés de rattacher au crâne la ceinture et par suite le membre antérieur.

Ces os sont encore peu différenciés chez les Ganoïdes, où ils diffèrent à peine des scutelles de l'exosquelette ; il en existe trois de chaque côté : un dorsal, le *supraclaviculaire* (*scl*), qui est relié au crâne ; un moyen, le *claviculaire* (*l*), et un inférieur, l'*infraclaviculaire*, qui va s'unir à la plaque homologue de l'autre côté.

Chez les Téléostéens (fig. 514 C), ces os sont devenus entièrement intérieurs. Ils forment une chaîne osseuse allant s'articuler avec le crâne ; mais l'infraclaviculaire a à peu près disparu, tandis que les deux claviculaires sont de beaucoup les plus développés et se réunissent entre eux sur la ligne médiane.

Souvent, en arrière, s'attache un os styliforme, lui-même d'origine membraneuse, qui se dirige postérieurement au milieu des muscles latéraux. C'est le *postclaviculaire* (*pcl*).

Vertébrés aériens. — A partir des Batraciens, la ceinture scapulaire présente des caractères à peu près constants ; mais les termes de passage qui relient au type des Poissons le type des Vertébrés supérieurs nous manquent entièrement, si bien qu'on en est réduit à quelques vues générales pour établir l'homologie. La ceinture scapulaire est formée de trois pièces principales (fig. 515) :

1° L'*omoplate* ou *scapulum* du côté dorsal (*sc*) ;

2° Le *coracoïde*, au côté ventral en arrière (*cr*) ;

3° La *clavicule* ou *procoracoïde*, également ventrale, en avant.

Ces diverses parties peuvent être incomplètement ossifiées, de sorte que chacune d'elles se divise en deux pièces : l'une osseuse, l'autre cartilagineuse.

C'est ainsi qu'au *scapulum* peut s'ajouter un *suprascapulum* (*s. sc*), au coracoïde un *épicoracoïde* (*e.cr*).

Enfin chez beaucoup de Vertébrés les deux clavicules sont articulées par leur extrémité interne à un os impair et médian, intimement uni à la face ventrale du sternum. C'est l'*interclaviculaire* ou *épisternum* (*est*).

Contrairement à ce qui se passe chez les Poissons, la ceinture scapulaire n'est jamais articulée avec le crâne ; en revanche elle est presque toujours en relation avec le sternum.

Si on cherche à homologuer la ceinture scapulaire des Poissons avec celle des Vertébrés aériens, la comparaison est facile pour

les *scapula* et les *coracoïdes*, qui se correspondent dans les deux types. La difficulté n'existe que pour la pièce ventrale antérieure. Suivant l'opinion de Parker, Huxley et Gegenbaur, jusqu'à ce jour assez fréquemment adoptée, la pièce serait, chez les Vertébrés supérieurs, un os de membrane, homologue du claviculaire des Poissons, et il n'existerait de représentant du procoracoïde que chez les Batraciens. Au contraire, d'après les recherches de Gœtte et d'Hoffmann, la clavicule des Amniotes est d'abord unie à la plaque coraco-scapulaire, dont elle ne se détache que plus tard ;

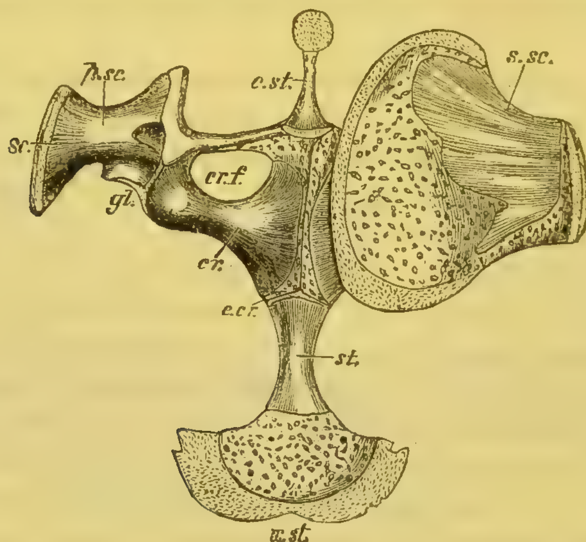


Fig. 515. — Sternum et ceinture scapulaire d'une Grenouille, vus dorsalement. — *sc*, scapulum ; *ssc*, supra-scapulum ; *psc*, apophyse pré-scapulaire ; *cr*, coracoïde ; *ecr*, épicoracoïde ; *cr.f*, orifice coracoïdien ; en avant le précoracoïde cartilagineux et la clavicule osseuse ; *est*, épisternum ; *st*, sternum ; *xst*, xiphisternum (Huxley).

c'est donc un os d'origine cartilagineuse, en tout comparable au *procoracoïde* des Poissons. Dans ces conditions, le procoracoïde existe d'une façon constante dans toute la série des Vertébrés. Il est difficile, sans recherches nouvelles, de décider entre les deux théories.

B. Batraciens. — Les Urodèles ont le type le plus simple possible de ceinture scapulaire. Elle forme une seule masse non articulée, osseuse au voisinage de la cavité glénoïde, cartilagineuse à la périphérie. Bien que d'une seule pièce, de profondes entailles laissent distinguer les trois parties, *scapulum*, *procoracoïde* (1) et *coracoïde*.

(1) Le procoracoïde, qui n'est jamais séparé de la plaque coraco-scapulaire, n'est pas en général considéré comme l'homologue de la clavicule des Vertébrés supérieurs, qui d'après Parker n'existerait pas chez les Batraciens. Mais d'après les observations de Gœtte mentionnées plus haut, cette distinc-

Les coracoïdes sont particulièrement larges, ils dépassent sur la face ventrale la ligne médiane; ils se recouvrent l'un l'autre et sont attachés par du tissu fibreux. Tous les deux s'attachent par leur bord postérieur au sternum.

La ceinture scapulaire des *Anoures* est bien plus compliquée (fig. 515). Le *scapulum* (*sc*) et le coracoïde (*cr*), outre la partie ossifiée qui touche à la cavité glénoïde, ont une portion distale cartilagineuse, le *suprascapulum* (*s. sc*), et l'*épicoracoïde* (*ecr*). Les deux épicoracoïdes se réunissent sur la ligne médiane, quelquefois même la dépassent (*Bombinator*), comme chez les Urodèles, et s'attachent par leur bord postérieur au sternum (*st*). Un caractère bien net est fourni par le procoracoïde, qui, au lieu de rester libre comme chez les Urodèles, se rapproche de la ligne médiane et vient s'unir à l'épicoracoïde; le segment ventral de la ceinture est ainsi percé par une fenêtre bornée par le coracoïde en arrière, le procoracoïde en avant. A la partie antérieure, sur la ligne médiane ventrale, existe, chez beaucoup d'*Anoures*, un *épisternum* médian (*est*), ossifié en arrière, cartilagineux en avant, qui fait le pendant du sternum, mais n'a aucun rapport avec lui.

C. Reptiles. — La ceinture scapulaire est très simple chez les *Chéloniens*. Elle est formée de chaque côté par une plaque osseuse, divisée par trois profondes incisions en trois parties en forme de baguettes, réunies à la cavite glénoïde. Ce sont le *scapulum*, le *coracoïde* et le *procoracoïde*. Ces deux dernières parties sont terminées par une bande cartilagineuse, un épicoracoïde rudimentaire, et un ruban fibreux, unissant les deux extrémités des baguettes ventrales d'un même côté, transforment l'espace qui les sépare en une fenêtre coracoïdienne comme chez les Anoures.

La ceinture est plus compliquée chez les *Sauriens* (fig. 516), où elle atteint le maximum de développement. Le segment dorsal est formé d'un *suprascapulum* cartilagineux (*s. sc*) et d'un *scapulum* osseux (*sc*), compliqué par la présence d'échancrures, permettant de le diviser en plusieurs portions.

Le segment ventral se compose :

1° Des *coracoïdes* (*cr*) dont les parties distales cartilagineuses constituent les *épicoracoïdes* (*ecr*), contigus sur la ligne médiane. Deux fenêtres permettent d'y distinguer trois parties dont l'antérieure, le præcoracoïde (*pcr*) a été comparée par Parker au procoracoïde des Poissons, mais, semble-t-il, à tort;

2° Des deux *clavicules* (*cl*), tout à fait indépendantes des cora-

tion perd de sa valeur, la clavicule se développant toujours comme une dépendance de la plaque coraco-scapulaire et la ceinture des Batraciens devient tout à fait analogue à celles des autres Vertébrés.

coïdes et articulées uniquement au scapulum. Elles sont unies sur la ligne médiane à un *interclaviculaire* ou *épisternum* (*i. cl*), qui se prolonge postérieurement en une apophyse s'avançant au-dessus de l'épicoracoïde et du sternum.

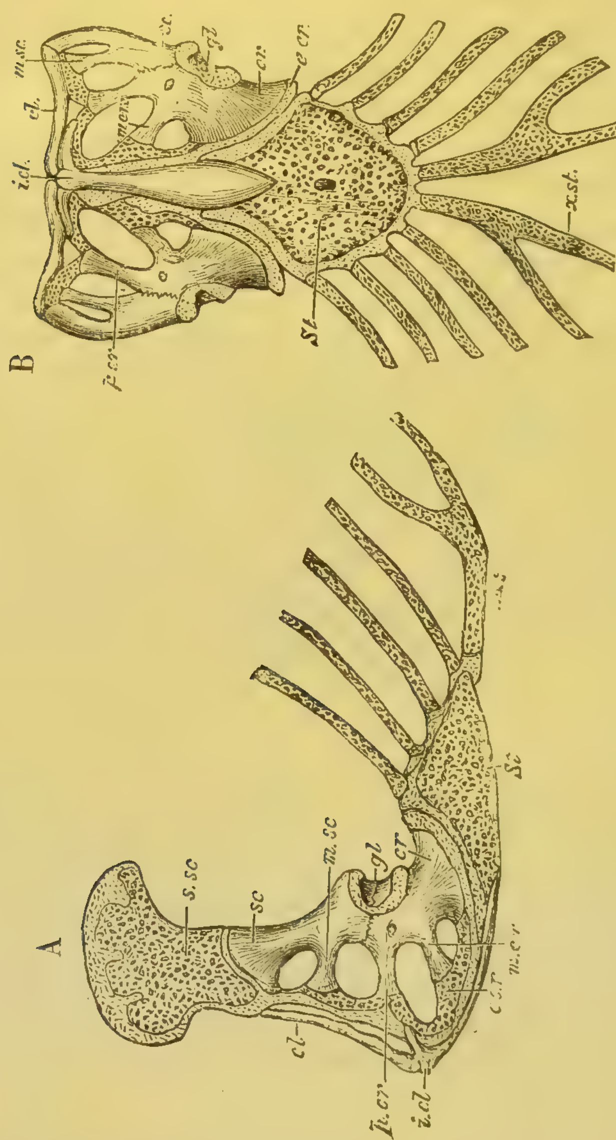


Fig. 516. — Vues latérale (A) et ventrale (B) du sternum et de la ceinture scapulaire de l'*Iguana tuberculata*. — *sc*, scapulum; *ssc*, suprascapulum; *cr*, coracoïde; *mcr*, mésocoracoïde; *pcr*, præcoracoïde; *ecr*, épicoracoïde; *gl*, cavité glénoïde; *St*, sternum; *xst*, xiphisternum; *cl*, clavicule (procoracoïde); *icl*, épisternum (Huxley).

On retrouverait ainsi, d'après Parker, toutes les pièces des Poissons : coracoïde avec le procoracoïde, claviculaire et scapulum. Au contraire d'après Götte, le præcoracoïde, au lieu d'être l'homologue du procoracoïde, n'est qu'une partie du coracoïde; la clavicule représente le véritable procoracoïde, le claviculaire des Poissons ayant entièrement disparu.

La clavicule manque chez les *Crocodiliens* et les *Caméléons*.

D. Oiseaux. — A partir des Oiseaux, la ceinture scapulaire est entièrement ossifiée, et formée de pièces articulées dans le

voisinage de la cavité glénoïde. C'est l'*omoplate* en arrière, en avant la *clavicule* et le *coracoïde*.

Les *omoplates* des Oiseaux ont la forme de sabres s'étendant en arrière parallèlement à la colonne vertébrale au-dessus de la cage thoracique (fig. 517, *Sc*). Les *coracoïdes* (*Co*) sont des os puissants, s'articulant par leur extrémité inférieure élargie avec le sternum, et portant sur une apophyse de leur extrémité supérieure la cavité articulaire de l'aile (*gl*). Les *clavicules* (*f*), rudimentaires chez les Coureurs et quelques Perroquets, ont, chez tous les autres Oiseaux, la forme de baguettes grêles et re-

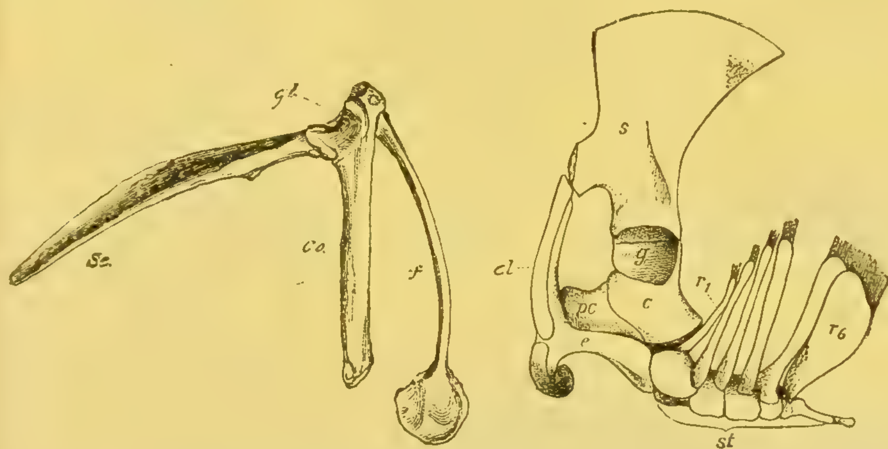


Fig. 517. — Ceinture scapulaire du Poulet, vue du côté droit : *Sc*, scapulum; *Co*, coracoïde; *f*, clavicule ou moitié de la fourchette; *gl*, cavité glénoïde (Huxley).

Fig. 518. — Ceinture scapulaire d'Echidné, vue de profil, un peu par dessous : *st*, sternum; *e*, épisternum; *cl*, clavicule; *c*, coracoïde; *pc*, præcoracoïde; *s*, scapulum; *g*, cavité glénoïde; r_1-r_6, segment sternal des côtes.

courbées; elles se soudent habituellement l'une à l'autre sur la ligne médiane en une lame aplatie, qui représente peut-être l'interclaviculaire.

E. Mammifères. — Parmi les Mammifères, les *Monotrèmes* seuls ont un coracoïde distinct, s'étendant jusqu'au sternum (fig. 518, *c*). Seuls aussi ils ont un épisternum (*e*) placé entre le sternum et les clavicules. Ces pièces disparaissent chez tous les autres; l'épisternum se soude au sternum, et le coracoïde n'est plus représenté que par une apophyse recourbée, qui se soude de bonne heure avec l'omoplate dont elle forme l'*apophyse coracoïde*. L'*omoplate* est au contraire très développée; c'est un os large présentant sur sa surface extérieure une crête destinée à l'insertion des muscles, et terminée, au voisinage de la cavité glénoïde, par un plateau élargi, l'*acromion*. La *clavicule* est la

seule pièce ventrale de la ceinture : elle va de l'acromion au sternum, et est toujours d'origine cartilagineuse. Toutefois son mode d'ossification est, sous beaucoup de rapports, intermédiaire entre celui d'un os de membrane et d'un os de cartilage.

La clavicule existe toujours chez les Mammifères dont les membres antérieurs jouissent de mouvements étendus (Primates, Cheiroptères, Insectivores, la plupart des Rongeurs). Dans d'autres cas, elle est rudimentaire et remplacée par un ligament tendineux (la plupart des Carnivores; *Cavia*, *Lepus*, parmi les Rongeurs) ou même manque totalement (Cétacés, Ongulés, quelques Édentés et Carnivores). La présence de la clavicule ne caractérise donc pas un groupe, mais un genre de vie.

2°. Ceinture pelvienne.

Bien qu'on puisse morphologiquement comparer la ceinture pelvienne et la ceinture scapulaire, elles présentent de grandes différences, dues aux rôles différents qu'elles doivent jouer dans la locomotion.

A. Poissons. — Chez les Poissons, , la ceinture pelvienne est très simple, quand elle existe. C'est une sorte de fourche cartilagineuse dont les deux branches sont dirigées vers le haut. Ces deux branches peuvent être soit juxtaposées sur la ligne médiane, soit soudées en une seule pièce (Dipneustes, quelques Sélaciens). Cette ceinture ne s'attache pas à la colonne vertébrale. Le point d'attache du membre inférieur permet d'y distinguer un segment ventral et un segment dorsal, notamment dans les *Chimères* où ce dernier s'allonge en une longue apophyse, l'*apophyse iliaque*. Mais la forme du cartilage est trop peu constante, pour qu'on puisse avec intérêt y distinguer des parties.

La ceinture pelvienne manque chez les Ganoïdes (sauf chez le *Polypterus*, où elle est réduite à 2 petites pièces cartilagineuses), et chez les Téléostéens. Ce qu'on a décrit jusqu'ici comme tel n'est que le résultat de la soudure d'un certain nombre de rayons de la nageoire (fig. 513, *L*) (Davidoff).

La ceinture pelvienne, ou ce qui la représente, a une position fort peu constante. Le membre postérieur chez les *Téléostéens* peut se trouver tantôt à l'extrémité postérieure du corps, tantôt à une place plus voisine de l'extrémité antérieure, tantôt même dans la région jugulaire. Les nageoires abdominales sont dans ce cas placées en avant des nageoires pectorales.

Chez les Vertébrés supérieurs, la position est de même assez

variable. La ceinture pelvienne est toujours articulée avec la colonne vertébrale dans la région sacrée, empiétant souvent aussi sur la région dorso-lombaire. Elle varie même, d'après Rosenberg, non seulement suivant les espèces, mais dans une même espèce suivant l'âge. Le premier rudiment apparaît dans le voisinage des dernières vertèbres, c'est-à-dire des vertèbres

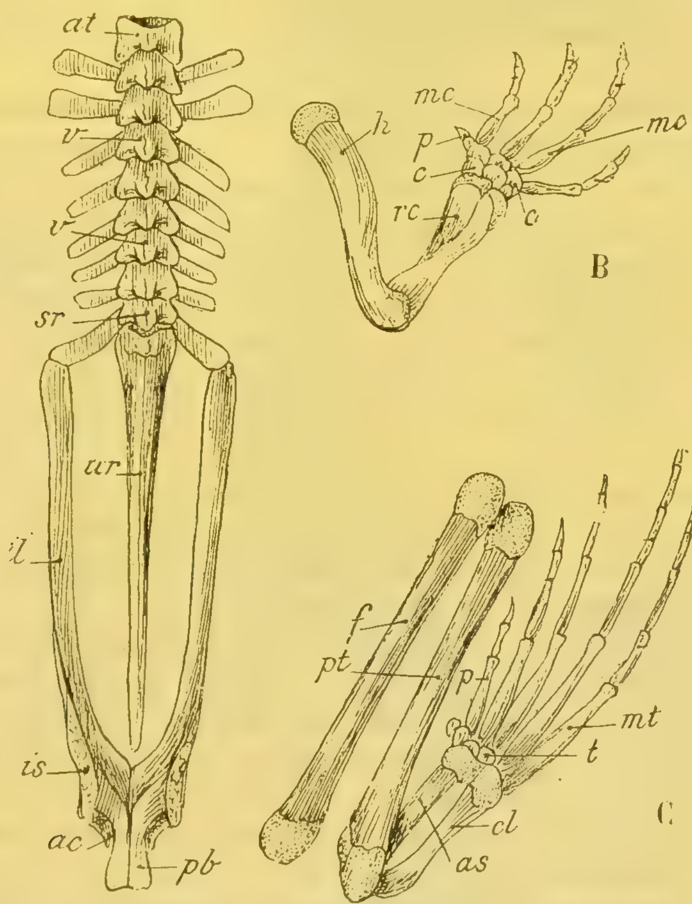


Fig. 519. — A. Colonne vertébrale et ceinture pelvienne de Grenouille : *at*, atlas ; *v*, vertèbres dorsales ; *sr*, vertèbre sacrée ; *ur*, urostyle ; *il*, ilion ; *is*, ischion ; *pb*, pubis ; *ac*, cavité acétabulaire. — B, Membre antérieur : *h*, humérus ; *rc*, radio-cubitus ; *c*, carpe ; *mc*, métacarpiens ; *p*, pouce. — C, Membre postérieur : *f*, fémur ; *pt*, tibio-péroné ; *as*, astragale ; *cl*, calcanéum ; *t*, tarse ; *mt*, métatarse (Girod).

caudales. Il y a donc pour ainsi dire déplacement du bassin.

En revanche la disposition de la ceinture est assez constante. Elle se compose de deux pièces symétriques, dont chacune se divise plus ou moins nettement en trois parties : l'une dorsale, l'*ilion*, les deux autres ventrales : le *pubis* en avant, l'*ischion* en arrière. Ces deux dernières parties sont séparées l'une de l'autre, au moins chez les Amniotes, soit par une échancrure, soit

par un orifice, le *trou obturateur*. Nous retrouvons, on le voit, les dispositions de la ceinture scapulaire.

Au début, les deux pièces sont séparées l'une de l'autre, et ne touchent pas la colonne vertébrale. Mais bientôt l'ilion s'articule avec le sacrum, et en général, les deux pubis et les deux ischions se rejoignent aussi sur la ligne médiane ventrale, et s'articulent par des symphyses, la *symphyse pubienne* et la *symphyse ischienne*, qui peuvent être en continuité (Mammifères, Batraciens).

B. Batraciens. — La *cavité acétabulaire* où vient s'insérer le fémur divise le bassin des *Urodèles* en deux segments : un segment dorsal, l'*ilion*, en forme de baguette osseuse, fortement attaché à la colonne vertébrale, et une plaque ventrale, soudée par une symphyse à la plaque congénère. Cette plaque ne présente pas de divisions ; mais la partie antérieure reste cartilagineuse, tandis que la partie postérieure s'ossifie ; on peut considérer cette dernière comme l'*ischion*, le cartilage représentant le *pubis;* ce dernier porte en son milieu un petit trou obturateur.

En avant de la symphyse, sur la ligne médiane, se trouve un cartilage, qui se divise antérieurement en deux branches divergentes. Il existe aussi chez le *Dactylethra Capensis* parmi les Anoures. On le désigne sous le nom d'*épipubis*.

Chez les *Anoures*, le type est assez différent. Le bassin tout entier est attaché par les deux ilions aux deux côtés de la vertèbre sacrée. Ces ilions sont très longs, et recourbés en sabres. A la partie postérieure ils se réunissent en une lame élargie, placée sur la ligne médiane. Cette lame est tout ce qui représente la portion ventrale. Elle porte sur les côtés les deux cavités acétabulaires, et inférieurement présente une crête, qu'on peut admettre comme le rudiment de la portion ischio-pubienne (fig. 519 A).

C. Reptiles. — La ceinture pelvienne manque chez les types dépourvus de pattes postérieures (la plupart des Serpents), ou tout au moins elle y est réduite à des rudiments représentant l'ischio-pubis (*Boïdés*, *Pythonidés*, *Tortricidés*), ou l'ilion (*Sauriens* apodes).

Chez tous les autres Reptiles, la ceinture pelvienne est formée, de chaque côté, par les trois os que nous retrouvons partout. Tous les trois prennent part à la formation de la cavité articulaire, sauf chez les Chéloniens, où le pubis n'y intervient pas. L'ilion a son axe dirigé en avant et en bas, et s'attache en général à la colonne vertébrale par sa partie antérieure. C'est aussi à ce niveau que se trouve l'acétabulum. Mais chez les *Crocodiliens*, l'ilion

présente à sa partie antérieure une apophyse, déjà indiquée chez quelques Sauriens, mais atteignant son maximum de développement chez les Dinosauriens et surtout, comme nous le verrons,

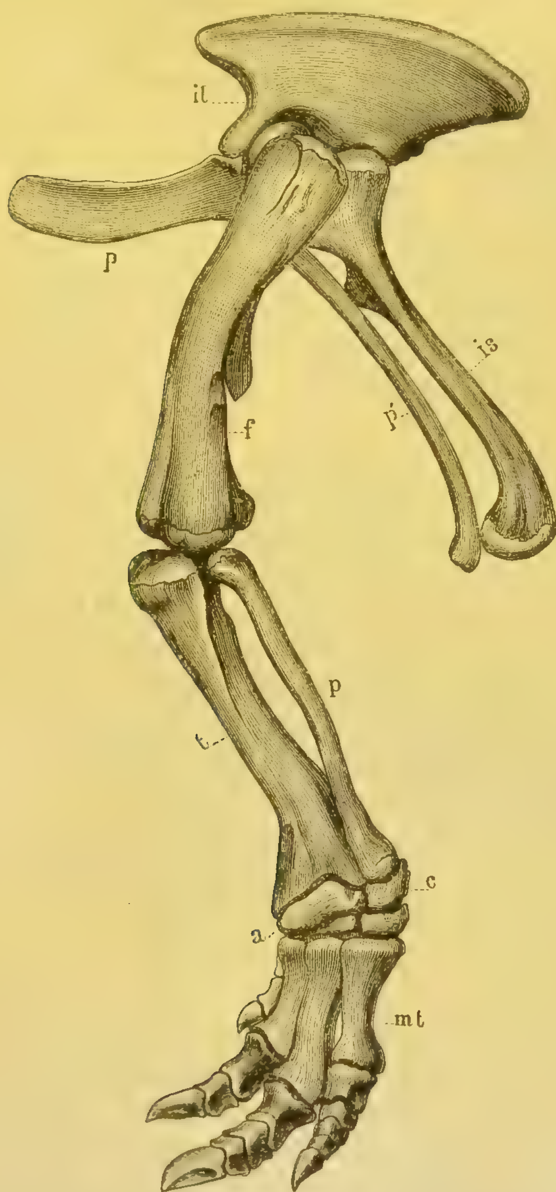


Fig. 520. — Ceinture pelvienne et membre postérieur d'un Dinosaurien (*Camptonotus dispar*) : *il*, ilion; *is*, ischion; *p*, pubis; *p'*, post-pubis; *f*, fémur; *t*, tibia; *f*, péroné; *a*, astragale; *c*, calcanéum; *mt*, métatarsien (MARSH).

chez les Oiseaux. C'est la *région préacétabulaire*. Le pubis et l'ischion s'unissent par une symphyse médiane à leurs congénères pour former un bassin. Les deux os d'un même côté sont séparés l'un de l'autre par un orifice obturateur.

Quelquefois, à leur extrémité distale, les deux pièces osseuses se recourbent l'une vers l'autre; les deux orifices obturateurs sont alors séparés l'un de l'autre par une portion osseuse, et les deux symphyses se font suite. D'autres fois, les os sont écartés l'un de l'autre à leur extrémité distale; les symphyses sont alors distinctes, et les deux trous obturateurs ne sont séparés que par un ligament médian réunissant les deux symphyses.

Le pubis, transversal chez les *Sauriens* et les *Tortues*, s'allonge au contraire chez les *Crocodiliens*, et dans certains cas devient presque longitudinal. Dans ce groupe, la symphyse pubienne est constituée par une membrane, se prolongeant postérieurement en un ligament séparant les deux trous obturateurs et allant s'attacher à la symphyse ischienne. En avant, cette membrane s'étale largement, pour aller s'attacher aux dernières côtes abdominales.

Chez les *Dinosauriens*, dont les pattes postérieures étaient adaptées au saut, la ceinture pelvienne est notablement modifiée, et présente des caractères semblables à ceux que nous allons trouver chez les Oiseaux, eux aussi adaptés au saut (fig. 520).

Toutes les pièces en sont allongées dans le sens longitudinal. Nous avons déjà parlé de la partie préacétabulaire de l'ilion. L'ischion (*is*) est en forme de bâton allongé, dirigé en arrière. Enfin le pubis s'est divisé en deux : le *præpubis* (*p*) dirigé en avant et uni à son congénère; le *postpubis* (*p'*) en arrière, parallèle à l'ischion, et dépourvu de symphyse.

D. Oiseaux. — Chez les Oiseaux, le præpubis, rudimentaire chez l'Apteryx et les Coureurs, manque totalement en général. Les symphyses disparaissent complètement, et la ceinture est formée de deux parties entièrement séparées (fig. 521). L'Autruche est le seul exemple où existe une symphyse pubienne, et, chez le *Rhea*, les deux ischions sont soudés non pas à la face ventrale, mais dorsalement, immédiatement au-dessous de la colonne vertébrale.

L'ilion est un os lamellaire irrégulier, très allongé, portant en son milieu la cavité acétabulaire percée en son centre d'un orifice. A celle-ci aboutissent aussi l'ischion également aplati, et le postpubis, grêle baguette plus ou moins soudée au bord externe de l'ischion.

En résumé, le caractère le plus net du bassin des Oiseaux est l'absence de symphyse et l'allongement en arrière du pubis et de l'ischion.

E. Mammifères. — A l'exception des Cétacés, où elle est formée par des rudiments appartenant soit à l'ischion (*Manatus*),

soit à l'ischion et au pubis (*Balénoptère*), soit à l'ilion et au pubis (*Halicore*), la ceinture pelvienne est bien développée chez tous les Mammifères et formée de deux os réunis au milieu par une symphyse. Chacun d'eux est primitivement formé des trois parties ordinaires qui se soudent ensuite, et prennent part toutes les trois à la formation de la cavité acétabulaire. Un trou *obturateur* est ménagé entre le pubis et l'ischion.

L'ilion s'articule en général seul avec le sacrum. Chez quelques

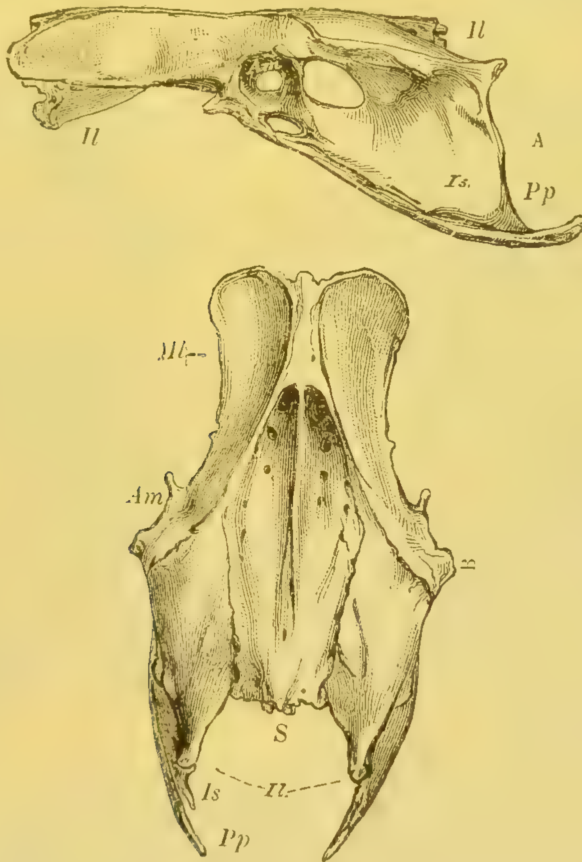


Fig. 521. — Vues latérale (A) et dorsale (B) d'un bassin de Poulet. — S, sacrum; *Il*, ilion; *Is*, ischion; *Pp*, post-pubis; A*m*, cavité acétabulaire (Huxley).

Édentés et beaucoup de Cheiroptères, l'ischion prend aussi part à cette articulation.

La symphyse se produit en général pour les pubis seulement; pourtant, dans de nombreux cas (Ruminants, Équidés, Marsupiaux), les ischions sont aussi unis entre eux; les deux symphyses se font suite alors sans interruption.

Chez les Marsupiaux et les Monotrèmes, deux os caractéristiques s'insèrent sur le bord antérieur du pubis, et se dressent en avant dans l'intérieur de la paroi abdominale, pour servir de soutien à

un repli de la peau qui forme une poche abdominale où les petits passent les premiers jours de leur existence.

Ces *os marsupiaux* sont difficiles à expliquer. La seule formation qui puisse leur être comparée est l'épipubis des Urodèles.

3° Squelette des membres proprement dits.

Les membres antérieurs et postérieurs étant, chez un même individu, construits sur un plan analogue, il est avantageux de les étudier dans un seul et même paragraphe, où nous insisterons particulièrement sur le membre antérieur, en indiquant rapidement, à propos de chaque type, les modifications spéciales au membre postérieur.

A. Poissons. — La forme qui semble la plus primitive est celle qui est réalisée aujourd'hui chez les Dipneustes. On la trouve dans les Poissons qu'on peut considérer comme formant la souche commune de tout le groupe, les Prosélaciens (*Pleuracanthus*). Dans le *Pleuracanthus*, la nageoire antérieure est constituée par un axe formé d'articles placés bout à bout, et portant deux séries de rayons latéraux; les premiers articles n'en présentent toutefois que sur leur coté ventral.

Les *Dipneustes*, et en particulier le *Ceratodus*, sont les seuls Poissons actuels qui possèdent cette nageoire bisérielle. Nous y trouvons encore (fig. 493 B) un axe médian formé de 24 osselets articulés les uns au bout des autres : le premier, le plus volumineux, est porté par la ceinture scapulaire; seul, il ne porte pas de rayons; les autres, au contraire, en offrent tous un ou plusieurs de chaqué côté.

Chacun de ces rayons est formé de 1 à 4 articles osseux, qui portent à leur tour un plus ou moins grand nombre de baguettes cornées, simples formations tégumentaires. Vers l'extrémité, chaque article de l'axe porte de chaque côté un seul rayon uniarticulé.

La symétrie des deux séries de rayons n'est pas absolument complète; les rayons osseux sont plus nombreux et formés de plus d'articles au côté ventral qu'au côté dorsal.

Cette dissymétrie s'accentue chez les autres Dipneustes; chez le *Lepidosiren*, les rayons n'existent que sur l'un des côtés de la nageoire; chez le *Protopterus*, ils manquent complètement, sauf sur le segment supérieur, où il en reste deux fort petits (fig. 493 A, *r*). Le segment basilaire dépourvu de rayons, que nous avons décrit dans le *Ceratodus*, manque complètement chez le *Protopterus*, et le membre, au lieu de présenter l'aspect d'une

rame, semble plutôt fonctionner comme un tentacule, dont il revêt la forme.

NAGEOIRE DES SÉLACIENS. — La nageoire des *Sélaciens* est construite sur un type notablement différent. Au début du développement (fig. 522 A), le squelette en est constitué par une tige cartilagineuse longitudinale (*bp*), qui court le long de la base et émet perpendiculairement à sa direction une série de rayons (*fr*),

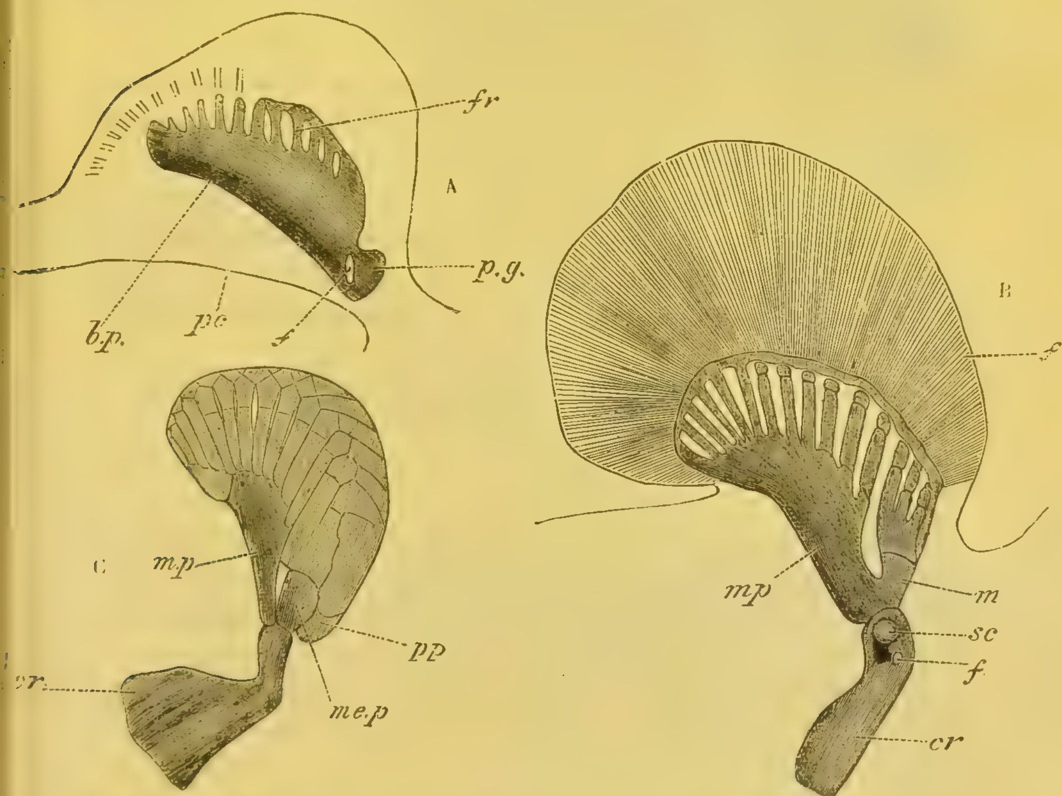


Fig. 522. — Développement de la nageoire pectorale de l'embryon de *Scyllium stellare* : *bp*, basiptérygium, devenant plus tard le métaptérygium, *mp*; *fr*, rayons de la nageoire; *pg*, coupe transversale de la ceinture thoracique; *f*, perforation dans cette ceinture; *pc*, paroi de la cavité péritonéale; *cr*, apophyse coracoïde; *sc*, apophyse scapulaire sectionnée; *mep*, mésoptérygium; *pp*, proptérygium; *mp*, ces deux pièces non encore séparées; *f*, fibres cornées (BALFOUR).

faisant corps avec elle. La tige longitudinale est le *basipterygium*.

La nageoire abdominale conserve dans ses points essentiels cette disposition primitive, et ne fait qu'acquérir des articulations :

1° Articulation avec la ceinture pelvienne, dont, au début, le basiptérygium fait partie intégrante ;

2° Articulations des rayons avec le basiptérygium.

Dans la nageoire pectorale, les changements sont plus considérables. La pièce basilaire n'est plus unique, elle est remplacée

par trois autres, auxquelles on peut donner les noms de *pro-*, *méso-* et *méta-ptérygium* (fig. 522 C). Le mode de développement montre que le métaptérygium correspond au basiptérygium tout entier. Ces pièces portent des rayons à leur extrémité distale (*rayons primaires*), et à leur tour, les rayons de la nageoire supportent des baguettes cornées, destinées à soutenir la membrane qui constitue la nageoire proprement dite. Ce sont de simples dépendances du système tégumentaire ; on les appelle parfois *rayons secondaires* (fig. 514 A).

Suivant Huxley et Gegenbaur, la nageoire des Sélaciens se ramènerait facilement à la nageoire des *Ceratodus*. Le basiptérygium représenterait l'axe de la nageoire des Dipneustes, et l'une des séries de rayons aurait complètement disparu. On retrouverait cependant une trace de cette série dans certains types, où on distingue, en dehors du rayon externe, dépendant du métaptérygium, d'une (*Heptanchus*) à trois (*Cestrophorus*) pièces rudimentaires.

L'existence du type bisériel chez les Prosélaciens est en conformité avec cette hypothèse.

Toutefois, on n'observe jamais, dans l'embryon des Sélaciens, de traces nettes de la seconde série, sur le côté interne du basiptérygium. Aussi Balfour, rejetant la théorie précédente, a-t-il proposé de considérer le basiptérygium comme constituant la base même de la nageoire occupant primitivement la ligne d'attache de la nageoire au corps, pour s'en détacher plus tard, sauf à sa partie antérieure, de façon à occuper le bord postérieur de cette même nageoire.

Cette théorie de Balfour soulèverait bien des difficultés. On comprend mal, en effet, comment aurait pu se produire l'apparition de la seconde série de rayons des Dipneustes, apparition que la Paléontologie nous montre si précoce.

Nageoires des Ganoïdes. — Parmi les Ganoïdes, le *Polypterus* offre les plus grandes analogies, au point de vue de la structure des nageoires, avec les Sélaciens. Une seule pièce à la nageoire abdominale, trois à la pectorale forment la base de la nageoire, et portent les rayons. Le pro- et le méta-ptérygium seuls s'insèrent à la ceinture scapulaire ; ils sont tous les deux ossifiés ; le mésoptérygium, ossifié seulement en son centre, a une forme triangulaire à sommet proximal. Ses deux côtés sont unis aux deux autres pièces, et le sommet n'arrive pas jusqu'à la ceinture scapulaire (fig. 514 B).

Chez les autres Ganoïdes, le proptérygium disparaît ; mais en revanche, un certain nombre de pièces pénètrent entre le méso-

et le méta-ptérygium et vont s'attacher directement aux pièces de la ceinture. Ce sont en réalité des rayons de nageoire.

Le nombre des pièces basilaires paraît de la sorte un peu augmenté. Il y en a 4 chez la *Spatularia*, 5 chez l'Esturgeon et le *Lepidosteus*.

Dans la nageoire abdominale, la pièce basilaire reste toujours unique, quelquefois (*Polyodon*) divisée sur le bord postérieur en baguettes, dont chacune correspond à un rayon. Plus souvent, le basiptérygium a la forme d'une baguette. A l'extrémité de celle-ci se trouvent les rayons de la nageoire. Mais ceux-ci sont fort réduits en nombre. Chez le *Polypterus* par exemple, il n'y en a que 4, et, entre leurs extrémités distales, se placent de petites pièces cartilagineuses qu'on désigne sous le nom de rayons secondaires. La réduction est plus grande encore chez l'*Amia* et le

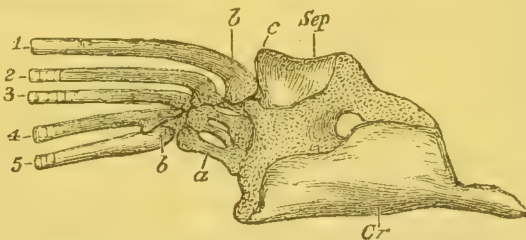


Fig. 523. — Base de la nageoire antérieure du Brochet (*Esox lucius*) : *Sep*, scapulum; *Cr*, coracoïde; *a*, métaptérygium; *b*, mésoptérygium, soudé au rayon correspondant (1); entre *a* et *b*, rayons transformés en plaques basilaires; 1-5, rayons de la nageoire (Huxley).

Lepidosteus. Il n'y a plus au maximum que 3 rayons très courts ; encore se soudent-ils souvent dans la vieillesse.

La nageoire des Ganoïdes nous permet de comprendre facilement celle des Téléostéens. La base est formée par une série de petits os courts et cylindriques. Dans l'exemple représenté figure 523 (*Esox lucius*), il en existe quatre (*a*). Un cinquième, primitivement distinct, se soude au rayon correspondant (*b-1*), qui dès lors s'insère directement sur le coraco-scapulum. D'après ce que nous avons vu chez les Ganoïdes, le premier de ces os (*a*) représente le métaptérygium. Le mésoptérygium est celui qui s'est soudé avec le rayon *b*. Les autres pièces correspondent à des rayons de nageoire.

A la suite de cette partie basilaire, vient un certain nombre de petits cartilages, représentant les pièces radiales de la nageoire, qui portent à leur tour les baguettes partiellement ossifiées qui soutiennent la membrane de la nageoire (*1-5*).

Les nageoires postérieures sont bien plus simples. La partie basilaire est réduite au basiptérygium qui tantôt reste libre,

tantôt s'unit par symphyse à son congénère. Les pièces radiales fort petites sont réduites à une rangée, ou même disparaissent complètement, et alors les baguettes de soutien s'insèrent directement sur le métaptérygium.

Membres des Vertébrés aériens. — A partir des Amphibiens, la disposition du type des membres change complètement.

Tandis que le type nageoire formait une rame absolument appropriée à la vie aquatique, la patte des Vertébrés supérieurs est constituée en vue de la locomotion terrestre, de la marche.

L'animal doit tout d'abord élever son corps au-dessus du sol, et s'avancer ainsi sans que la paroi abdominale de son corps touche la terre ; à cet effet, le membre se divise en deux articles : l'un proximal, attaché à la ceinture scapulaire, l'autre distal appuyé sur le sol. Au lieu d'un seul levier, il y en a deux successifs. En même temps, le membre, au lieu d'être horizontal et perpendiculaire au plan de symétrie, tend à devenir vertical, c'est-à-dire parallèle à ce plan.

Mais ces résultats ne sont pas atteints immédiatement.

Chez les Batraciens et les Reptiles, le membre est presque horizontal, et il est incapable de soulever complètement le corps, qui traîne à terre et peut lui-même prendre part à la locomotion. Mais chez les Oiseaux et les Mammifères, les membres se rapprochent l'un de l'autre sur la face ventrale, et deviennent verticaux.

Les deux paires de membres sont, à la base de la série, absolument semblables. Mais, dans les types plus élevés, tandis que les membres postérieurs restent toujours uniquement chargés de soutenir le corps, les membres antérieurs peuvent au contraire s'adapter à d'autres fonctions (tact, préhension, vol, natation), soit qu'ils conservent en même temps leur destination primitive, soit qu'ils s'adaptent exclusivement à leur nouvelle fonction. Ils subissent alors des modifications plus ou moins profondes.

Mais toujours le plan reste le même, aussi bien pour les membres antérieurs que pour les postérieurs, et offre une constance presque absolue.

Le premier article du membre, le *bras* d'une part, la *cuisse* de l'autre, est soutenu par un os long unique, articulé à la ceinture correspondante : l'*humérus*, — le *fémur*.

Le second article (*avant-bras*, — *jambe*) est au contraire soutenu par deux os parallèles, le *radius* ou *ulna* et le *cubitus*, pour le membre antérieur ; le *tibia* et le *péroné* ou *fibula* pour l'autre. A la suite de ce second article vient un appareil assez compliqué, qui termine le membre. C'est respectivement la *main* et le *pied* (fig. 524).

La main se compose de trois parties : 1° un massif osseux formé de petits os articulés ensemble, et qu'on appelle le *carpe*. Typiquement, les pièces du carpe peuvent être considérées comme au nombre de 9. Une première rangée formée de trois os s'articule avec l'avant-bras. Ce sont : le *radial* (*r*) et l'*ulnaire* (*u*), dans le prolongement des os correspondants ; l'*intermédiaire* (*i*) placé entre les deux. Une seconde rangée est formée de 5 os, correspondant aux doigts ; ce sont les *carpiens*, numérotés de 1 à 5 à partir du radius (*1-5*). Entre les deux rangées, se trouve un nombre variable d'osselets, les *centraux*, qu'on peut réduire à un dans ce schéma général.

A ces os typiques, peuvent s'ajouter d'autres ossicules moins importants, développés dans les tendons articulaires, et n'ayant par suite aucune importance morphologique. Ce sont des *os sésamoïdes*.

A la suite du carpe, vient le *métacarpe*, formé de 5 *os métacarpiens* allongés, et les *doigts*, formés chacun par une série de phalanges, faisant suite respectivement aux métacarpiens. On les compte toujours à partir du radius, c'est-à-dire du *pouce*.

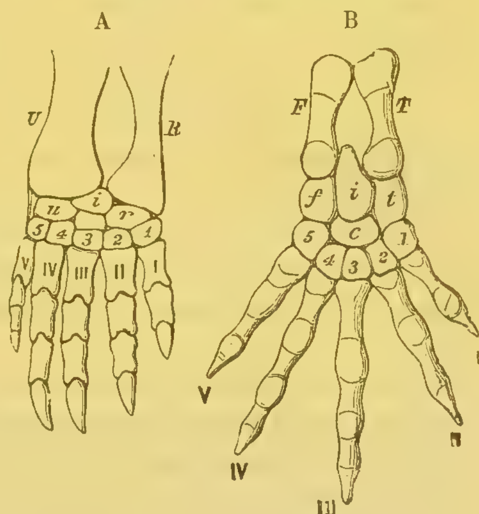


Fig. 524. — A, patte antérieure droite d'une *Chelydra*. — B, patte postérieure droite d'une Salamandre : *R*, radius ; *U*, cubitus ; *T*, tibia ; *F*, péroné ; *u*, ulnaire ; *i*, intermédiaire ; *r*, radial ; *t*, tibial ; *f*, fibulaire ; *c*, central ; 1-5, carpiens et tarsiens de la rangée distale ; I-V, métacarpiens et doigts (GEGENBAUR).

D'après certains auteurs, il existerait un sixième doigt représenté chez l'Ichthyosaure, et dont les pièces carpiennes persistent quelquefois sous forme d'os très petits. Mais ce sixième doigt n'est actuellement présent chez aucune espèce animale. La main est toujours pentadactyle, et, si ce nombre 5 est modifié, c'est toujours par suppression d'un ou de plusieurs doigts.

Le pied a un squelette typiquement identique à celui de la main. Au carpe correspond le *tarse*, formé aussi de 9 pièces : le *tibial*, l'*intermédiaire*, le *fibulaire*, le *central* et les 5 *tarsiens*. Puis viennent le *métatarse* et les 5 *doigts* (fig. 524 B).

Nous n'avons plus qu'à examiner maintenant les diverses variations de ce plan général.

Quelle peut être l'origine du membre des Vertébrés supérieurs?

Tous les anatomistes sont d'accord pour voir, dans les nageoires paires des Poissons, l'origine des pattes des autres Vertébrés. Mais la Paléontologie ne nous donne à cet égard aucune donnée. Il n'existe aucun type, vivant ou fossile, qui puisse combler la distance qui sépare les deux types sus-mentionnés. L'embryogénie ne donne elle-même que des résultats très vagues, si bien qu'on en est réduit à de simples hypothèses pour expliquer la filiation de la nageoire au membre pentadactyle.

Suivant Huxley, ce dernier dérive d'un membre bisérié analogue à celui du *Ceratodus*. Le squelette axial se serait considérablement allongé, éloignant ainsi de la ceinture les éléments périphériques, qui eux-mêmes se seraient réduits notablement en nombre.

Dans cette hypothèse, l'axe a pour pièce basilaire l'humérus, et passe ensuite par le cubitus, l'intermédiaire, le central et le second doigt.

La série interne est réduite à un seul rayon, comprenant le radius et le pouce ; la série externe au contraire comprendrait trois rayons au moins, correspondant à chacun des autres doigts.

Suivant Gegenbaur au contraire, c'est d'un type unisérié qu'il faudrait faire descendre les pattes des Vertébrés aériens. Mais la totalité de la nageoire des Sélaciens ne contribuerait pas, en ce cas, à la constitution de la patte. Le métaptérygium — qui, on se le rappelle, est la partie la plus constante et la première apparue — est la seule partie basilaire qui persiste. Elle forme l'humérus ou le fémur. Le proptérygium et le mésoptérygium, qui sont des parties surajoutées, disparaissent. Le reste du membre est constitué par des pièces dépendant des rayons. Les seuls rayons qui persistent ici sont ceux qui sont portés à l'extrémité du métaptérygium. Ceux du bord supérieur disparaissent également.

Il semble d'ailleurs exister entre les deux types extrêmes ainsi compris un terme de passage. C'est celui des Enaliosauriens et surtout de l'*Ichthyosaure*, où les différents os du bras, y compris le radius et le cubitus, constituent un massif peu différent en somme de ce que serait une nageoire de Poisson, réduite au métaptérygium et aux rayons qui lui font directement suite. La patte n'est ici qu'une nageoire, et les files d'os représentant les doigts sont multiples et ne sont pas séparées les unes des autres, comme elles le sont dans le type pentadactyle.

L'embryogénie seule pourrait permettre de décider entre ces deux théories, mais les résultats relatifs au développement du membre donnés par Götte et Strasser ne concordent pas absolu-

ment, et de nouvelles recherches sont nécessaires pour fixer les idées.

B. Batraciens. — Squelette des membres. — Parmi les Batraciens, les Gymnophiones sont apodes, et le *Siren*, parmi les Urodèles, ne possède que des membres antérieurs. Tous les autres Batraciens possèdent quatre membres, dont le type est à peu près identique au schéma général que nous avons donné. Ils sont courts chez les Urodèles et ne permettent à ceux-ci qu'une reptation lente et pénible ; mais, grâce à la membrane qui, dans beaucoup de types, unit les doigts entre eux, ils ont un rôle plus efficace dans la natation.

Au contraire, chez les Anoures, outre ce dernier rôle, ils permettent à l'animal de courir, de grimper et de sauter. Aussi sont-ils, surtout les membres postérieurs, longs et forts.

Chez les Anoures, le radius et le cubitus sont confondus, et un sillon montre seul la division des deux os. Il en est de même au membre postérieur du tibia et du péroné (fig. 519 B et C).

Les variations les plus importantes ont rapport aux pièces du carpe et au nombre des doigts. La première rangée du carpe est en général réduite à deux os. L'*intermédiaire* se soude à l'ulnaire chez les Urodèles et peut-être aussi chez les Anoures, bien qu'on ne puisse, dans ce dernier cas, l'affirmer d'une façon précise. Le central est en général unique et occupe, chez la plupart des Urodèles, la position qui lui a valu son nom. Il n'en est plus de même chez les Anoures, où il est rejeté sur le côté radial.

Quant aux pièces carpiennes proprement dites, leur nombre est en rapport avec le nombre des doigts.

Ce que nous venons de dire s'applique aussi au membre postérieur; toutefois, chez les Anoures, la première rangée du tarse est formée par deux os cylindriques, l'*astragale* et le *calcaneum*, réunis à leur extrémité distale par un pont transversal de cartilage.

Ils représentent respectivement le tibial uni à l'intermédiaire et le fibulaire. Le central manque complètement.

Le nombre des doigts chez les Anoures est de 4, celui des orteils de 5. Il en est de même chez un certain nombre d'Urodèles (*Triton*, *Salamandra*, *Amblystoma*, etc.). Mais ce nombre peut se réduire à 3 (*Amphiuma*, *Proteus*) ou même à 2 (*Amphiuma*) pour le membre antérieur; à 4 (*Batrachoseps*, *Salamandrina*), à 3 ou à 2 (*Amphiuma*) pour le membre postérieur.

La réduction se fait aussi sentir sur les pièces du carpe, mais elle peut être moins avancée pour ces dernières. Le cinquième métacarpien peut avoir disparu, sans qu'il en soit de même du cinquième carpien (*Salamandra Keyserlingii*).

Le nombre des phalanges est très variable.

Dans certains types, on observe les rudiments d'un sixième doigt, qui est même muni de phalanges chez certains Anoures.

C. Reptiles. — SQUELETTE DES MEMBRES. — Tandis que, chez les Batraciens, le squelette des membres n'était que partiellement ossifié, il le devient complètement chez les Reptiles. Mais les dispositions varient suivant les ordres.

Chez les *Chéloniens*, les os du bras et de l'avant-bras sont élargis en surface; les pièces du carpe sont au complet, offrant la disposition typique (fig. 524 A), et il n'y a à signaler que la présence possible d'os sésamoïdes, et la soudure de deux carpiens, tantôt 1 et 2 (*Testudo*), tantôt 4 et 5 (*Emys*).

Les modifications sont plus profondes au membre postérieur : l'intermédiaire se soude au tibia, et la première rangée du tarse est occupée par un seul os, résultat de la soudure du fibulaire, du tibial, et même du central. La seconde rangée est formée des cinq carpales ordinaires.

Les membres des *Sauriens* ne nous présentent pas de grandes modifications; l'intermédiaire devient très petit et disparaît même chez les Geckos; deux os sésamoïdes se développent, l'un au bord radial, l'autre au bord cubital. La pièce centrale occupe le centre du carpe. Elle devient énorme chez le Caméléon. Quant aux carpiens, ils sont nettement développés, sauf chez le Caméléon où les pièces 1 et 2 restent seules distinctes, les autres se soudant aux métacarpiens correspondants.

Le tarse offre des modifications analogues à celui des Tortues : les os de la première rangée se soudent en un seul os transversal qui comprend aussi le central, sauf chez le Caméléon où il reste distinct; le premier et le deuxième tarsiens sont unis aux métatarsiens correspondants.

Le nombre des doigts est habituellement de cinq à chaque pied.

Les modifications sont autrement profondes chez les *Crocodiliens* : deux pièces seulement, allongées en forme de sablier, forment la première rangée. La pièce centrale se soude elle-même partiellement au radial. Quant aux carpiens, ils sont soudés de façon à n'en faire que deux : $1 + 2$, $3 + 4 + 5$.

La modification est du même ordre dans le tarse : le tibia et le péroné forment par leur union une cavité, où vient s'articuler un os compliqué, l'*astragale*, résultant de la fusion du tibial, de l'intermédiaire et du central. Le fibulaire très développé prend le nom de *calcaneum*. Dans la seconde rangée, existent trois os, dont les deux premiers sont formés par les carpiens $1 + 2 + 3$, 4,

et le dernier correspond soit au cinquième carpien, soit à un os sésamoïde. Il existe cinq doigts en avant, quatre en arrière.

D. Oiseaux. — SQUELETTE DES MEMBRES. — Le membre antérieur des Oiseaux est représenté par l'*aile*. En vue de son adaptation spéciale au vol, elle est considérablement modifiée, et s'éloigne du type général, bien qu'il soit relativement facile de l'y

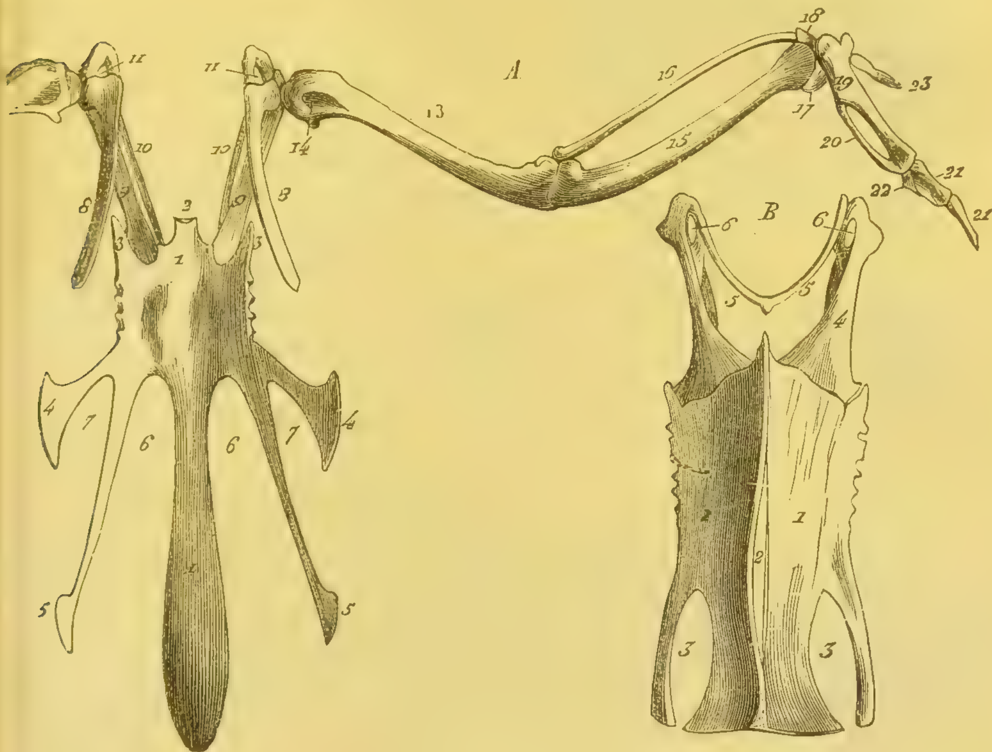


Fig. 525. — A, sternum et aile du Coq (vue interne ou dorsale) : 1, corps du sternum ; 2, apophyse épisternale ; 3, apophyses costales ; 4, 5, apophyses latérales antérieures et postérieures ; 6, 7, échancrures antérieures et postérieures ; 8, scapulum ; 9, coracoïde ; 10, clavicule ; 11, orifice pour le passage du releveur de l'aile ; 13, humérus ; 14, son trou aérifère ; 15, cubitus ; 16, radius ; 17, ulnaire ; 18, radial ; 19, 1er et 2e métacarpiens soudés ; 20, 3e métacarpien ; 21, les 2 phalanges du second doigt ; 22, 3e doigt ; 23, pouce. — B, sternum et ceinture scapulaire d'un *Canard*, vus ventralement : 1, sternum ; 2, bréchet ; 3, échancrure latérale ; 4, coracoïde ; 5, fourchette (clavicules) ; 6, trou du releveur de l'aile (CHAUVEAU).

ramener. D'ailleurs le membre antérieur de l'*Archæopteryx* nous fournit un remarquable terme de passage du membre Reptilien à l'aile de l'Oiseau. Avec ses trois métacarpiens distincts, ses trois doigts pourvus d'ongles et ne portant aucune plume, il ressemble bien plus à une patte de Lézard qu'à une aile. L'humérus par contre est tout à fait semblable à celui d'un Oiseau ; le radius et le cubitus sont libres, et le carpe semble formé seulement de deux pièces.

Bien différent est le membre de l'Oiseau, au moins en ce qui concerne la main, le reste de l'aile étant peu modifié. La main, n'ayant plus aucune fonction à remplir, ni pour la marche, ni pour la préhension, est réduite à l'état d'un squelette immobile; les doigts ne peuvent exécuter de mouvements amples, et ne sont pas munis d'ongles (fig. 525).

Le carpe est fort réduit; dans l'embryon, il existe deux pièces de premier rang, le radial et le cubital, plus trois carpiens; mais dans la suite, ces derniers s'unissent aux métacarpiens correspondants, et le carpe se réduit aux deux premières pièces (*17, 18*). Chez le *Casoar* et l'*Apteryx*, il n'en comprend même qu'une.

Les métacarpiens, d'abord indépendants, se soudent plus tard à leur base ; le premier reste très petit, les deux autres, assez longs, se soudent également par leur autre extrémité (*19*, *20*). Les doigts sont au nombre de trois; mais le nombre des phalanges est très réduit; il n'y en a qu'une au premier (*23*) et au troisième doigt (*22*), deux au second (*21*).

Ce type se répète avec une constante uniformité dans toute la classe des Oiseaux.

Le membre inférieur, quoique moins modifié, subit lui aussi des changements remarquables, pour s'adapter au saut.

A quelques exceptions près, où le corps reste vertical (Rapaces nocturnes, Manchots, etc.), le fémur est dirigé en avant, horizontal ou très oblique, à peu près parallèle à l'axe du corps. Cette disposition a pour but de ramener à peu près vers le milieu le point de suspension du corps, et de permettre à ce dernier une position à peu près horizontale (fig. 478).

Mais en même temps, la cuisse, qui est assez étroitement unie au corps, cesse de prendre une part active à la locomotion; le premier bras de levier est ainsi presque supprimé, et le genou remplit physiologiquement le rôle du point d'attache de la jambe. La jambe a un tibia bien développé, mais le péroné est réduit à un court stylet, placé au côté externe du premier.

Si aucune modification ne se produisait, la jambe constituerait le seul bras de levier utile, ce qui, comme nous l'avons vu, rendrait fort imparfait le mode de suspension du corps. Aussi s'en produit-il un nouveau, formé par un os long interposé entre le tibia et les doigts.

Il occupe la place du tarse et du métatarse, mais, pour en connaître la vraie valeur morphologique, il faut faire appel à l'embryogénie. Celle-ci nous apprend que l'embryon a un carpe formé de deux pièces, correspondant chacune à une rangée (fig. 526, 2); mais postérieurement la supérieure s'unit au tibia ; la seconde

aux métatarsiens. Ceux-ci, primitivement distincts, s'unissent plus tard en un seul os long, ne montrant son origine multiple que par les têtes par lesquelles son extrémité inférieure s'articule avec les doigts. L'os spécial au pied des oiseaux est donc le représentant des tarsiens (*pro parte*) et des métatarsiens.

Le nombre des doigts est généralement de quatre; mais le pouce est quelquefois rudimentaire et manque chez quelques-uns. Chez l'Autruche, le second doigt manque en outre du pouce.

Le nombre des phalanges varie suivant les doigts. Dans la règle, il y en a 2 au premier doigt; 3 au second, 4 au troisième et 5 au quatrième.

E. Mammifères. — SQUELETTE DES MEMBRES. — Les membres, et surtout les membres antérieurs, présentent, chez les Mammifères, une variété considérable, notamment en ce qui concerne la main (fig. 527).

On peut les ramener à quatre types principaux : l'aile des *Cheiroptères*, la nageoire des *Cétacés*, la patte des *Ongulés*, uniquement adaptée à la course; enfin le membre des autres types, lui-même fort varié, mais qui joint à son rôle locomoteur un rôle dans la préhension (Marsupiaux, Edentés, Rongeurs, Insectivores, Carnivores, Lémuriens, Primates).

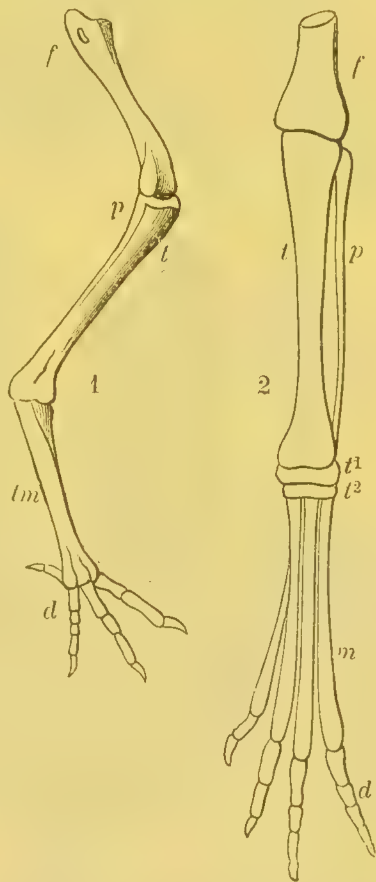


Fig. 526. — 1, patte de Poulet adulte; 2, patte d'embryon de Poulet : *f*, fémur; t^1, pièce supérieure du tarse, se soudant au tibia; t^2, pièce inférieure se soudant au métatarse; *m*, métatarsiens; *d*, doigts (SCHMIDT).

Ce dernier, caractérisé par la présence des ongles, se rapproche davantage du type général. Nous l'étudierons tout d'abord.

L'humérus est muni à son extrémité supérieure d'une tête sphérique, qui s'articule dans la cavité glénoïde de l'épaule, et autour de laquelle se voient des *tubérosités* servant à l'insertion des muscles; à son extrémité inférieure, il présente une articulation en gorge de poulie où s'articule le cubitus. Le radius et le cubitus sont, dans tous les ordres énoncés plus haut, bien développés; le radius plus gros vers le poignet, le cubitus plus gros au contraire vers le coude, où il se prolonge en arrière en une apophyse recourbée, l'*olécrâne*. Celle-ci, se logeant dans la cavité

olécrânienne du cubitus, limite le mouvement d'extension du bras.

Chez les Primates, et, à un moindre degré, chez quelques Marsupiaux et d'autres, le radius peut tourner autour du cubitus, de façon à entraîner la main dans son mouvement, et à permettre de la tourner dans différents sens.

A cet effet, le cubitus s'articule seul avec l'humérus, le radius

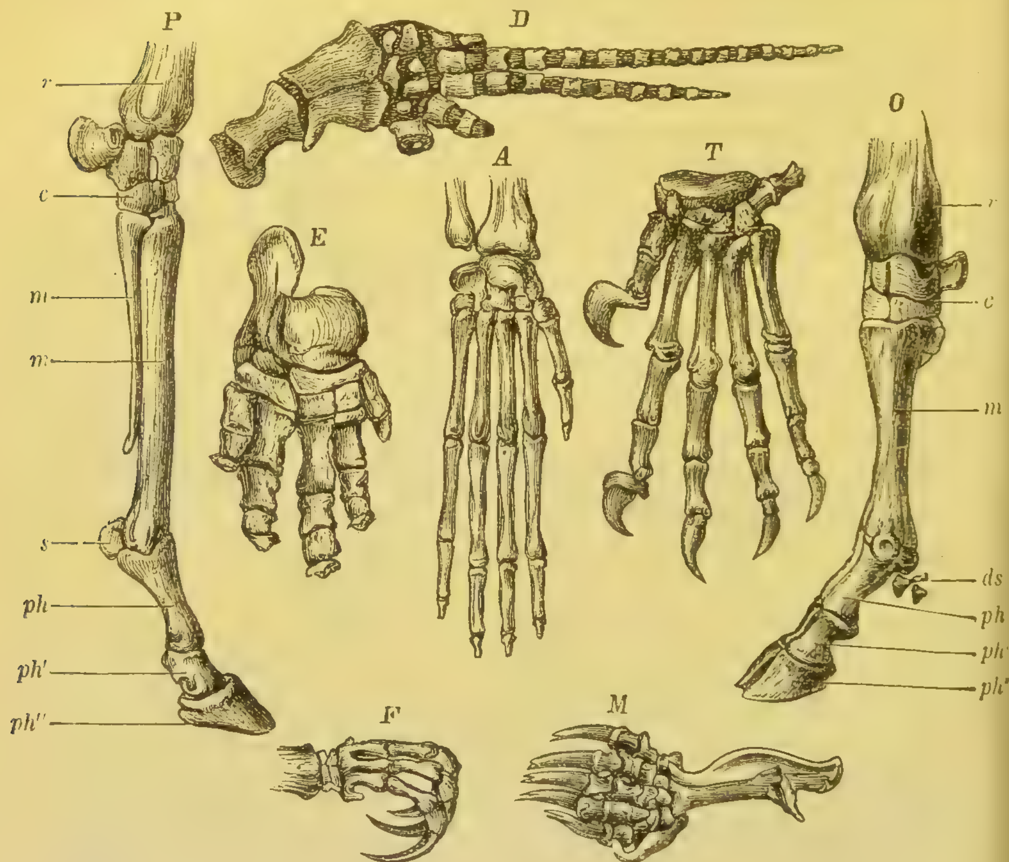


Fig. 527. — Pattes des Mammifères. — A, main de l'Orang-Outang; D, nageoire de Dauphin; E, extrémité postérieure de l'Éléphant; F, extrémité antérieure de Paresseux (*Bradypus*); M, patte antérieure de la Taupe; O, pied antérieur du Bœuf; P, pied antérieur du cheval; T, pied antérieur du Tigre: *r*, radius; *c*, carpe; *m*, métacarpe; *s*, os sésamoïdes; *ph*, *ph'*, *ph''*, phalanges; *ds*, doigts rudimentaires.

avec la main. Quand les deux os sont parallèles, la main est dite à l'état de *pronation*. La rotation du radius s'effectue d'une façon assez compliquée : la tête supérieure tourne sur place; la tête inférieure tourne autour du cubitus. Dans ce mouvement les os se croisent en forme d'X, et la main qui a tourné de 180° est à l'état de *supination*.

Le carpe ne diffère pas du type général; il est formé de 7 os, auxquels l'anatomie descriptive a donné des noms spéciaux,

trois dans une première rangée : *scaphoïde* (radial), *semi-lunaire* (intermédiaire), *pyramidal* (ulnaire) ; quatre forment une seconde rangée, ce sont les carpiens : le *trapèze*, le *trapézoïde*, le *grand os*, l'*os crochu*. Ce dernier est formé par la soudure de deux carpiens, le quatrième et le cinquième, comme l'indique déjà sa forme, et comme le démontrent l'embryogénie et la tératologie. Le central n'est en général plus distinct chez l'adulte ; mais dans l'embryon, il existe distinct pendant quelque temps ; il persiste chez un petit nombre de types (*Hyrax*) (fig. 528) ; ailleurs il se soude soit au radial, pour entrer dans la composition du scaphoïde, soit au second carpien, pour former le grand os. Quelquefois aussi, chez l'Homme par exemple, un second central existe, qui se soude avec le troisième carpien, pour former la tête du grand os.

Sur le bord cubital, à côté du pyramidal, se trouve développé un petit os, le *pisiforme;* on le considère soit comme un os sésamoïde, soit avec Gegenbaur comme le reste d'un sixième rayon, atrophié.

Bardeleben a signalé l'existence d'un septième rayon, auquel il a donné le nom de *præpollex*, situé sur le bord radial ; mais aucune pièce distincte ne reste de ce rayon, sauf une portion cartilagineuse, qui peut s'observer au bord externe de chaque pièce du rayon I, c'est-à-dire du scaphoïde, du trapèze et du premier métacarpien ; le système musculaire viendrait surtout à l'appui de cette opinion. Si elle est exacte, le type ancestral des Vertébrés aurait été pourvu de sept doigts.

Dans le plus grand nombre des cas, le nombre des doigts est seulement de cinq. Le pouce est plus court que les autres doigts. Il n'a que deux phalanges au lieu de trois. Quelquefois même il se réduit beaucoup plus et peut disparaître complètement. Nous ne pouvons entrer dans le détail des modifications adaptatives secondaires, que peut subir la main. Nous ne voulons rappeler que celle qui en fait un membre préhensile par excellence, lorsque le pouce est opposable aux autres doigts. Cette particularité, qui se rencontre chez l'Homme aux membres antérieurs, chez la plupart des Singes et des Lémuriens aux quatre membres, caractérise ce qu'on appelle plus particulièrement une *main*.

Le membre postérieur ne mérite pas de nous arrêter longtemps, grâce à sa ressemblance avec le membre antérieur.

Le tibia est toujours plus volumineux que le péroné. En avant de l'articulation de la jambe et de la cuisse, se trouve un os, la *rotule*, qui protège en avant le genou. On l'a comparé à l'a-

pophyse olécrâne, mais à tort. C'est un os sésamoïde, développé dans le tendon du triceps fémoral. Bien qu'il ne soit très net que chez les Mammifères, on le rencontre plus ou moins développé chez les Sauriens et les Oiseaux. Il manque chez les Marsupiaux et les Chéiroptères.

Le tarse est comparable en tous points au carpe. La première rangée est formée de deux os : l'*astragale* (tibial + intermédiaire) qui porte seul l'articulation de la jambe et du pied, le *calcanéum* (fibulaire) qui forme le talon.

Le central reste ici distinct et forme le *scaphoïde*. Enfin les cinq os carpiens forment les trois *cunéiformes* et le *cuboïde*, celui-ci résultant de la soudure des deux derniers carpiens.

ADAPTATION AU VOL : CHÉIROPTÈRES. — L'aile des Chauves-Souris ne diffère de ce que nous venons de voir que par l'allongement démesuré des diverses parties du membre antérieur, et particulièrement de celles de la main, qui deviennent en même temps grêles et ténues (fig. 449). L'humérus seul reste assez fort pour servir d'attache aux muscles du vol.

Le cubitus est fort réduit, et l'olécrâne en est séparé complètement. Sauf le pouce, dont tous les éléments restent courts, et qui n'est d'ailleurs pas compris dans la membrane alaire, les métacarpiens et les *deux* phalanges des autres doigts sont extrêmement allongés; ils servent à soutenir la membrane alaire, à la façon des baleines d'un parapluie.

Le membre postérieur est bien plus court. Les seuls caractères qui le distinguent du type général sont : l'état rudimentaire du péroné, et la présence, en arrière du talon, d'un os quelquefois réduit à l'état de cartilage, l'*éperon*, qui est logé dans le bord postérieur de l'aile et sert à le tendre.

ADAPTATION A LA COURSE : ONGULÉS. — On réunit sous le nom d'*Ongulés* les Mammifères herbivores dont le membre a perdu toute propriété préhensile et s'est adapté exclusivement à la course.

De là une série de caractères spéciaux (fig. 527 O,P), qui opposent ce membre à celui des Mammifères étudiés en premier lieu :

1° Le membre tend à s'allonger verticalement, et cet allongement est produit d'une façon simple par le fait qu'il touche uniquement le sol par l'extrémité des dernières phalanges. Les Ongulés sont des *onguligrades*.

Ce caractère n'est jamais présenté par les autres Mammifères : ils marchent en posant tout le pied sur le sol, depuis le tarse; c'est la disposition qu'on doit regarder comme primitive, puisqu'elle est déjà réalisée chez les Batraciens et les Reptiles. Ce sont des *plantigrades*.

Un certain nombre toutefois présente une disposition intermédiaire. Les doigts reposent par toute leur longueur sur le sol, mais les métapodiaux (métacarpiens et métatarsiens) sont relevés. C'est le type *digitigrade*.

2° En même temps l'allongement du membre s'accentue par l'allongement direct des parties constituantes, notamment des métapodiaux et des os de l'avant-bras. Toutefois l'humérus et le fémur ne participent pas à cet allongement, ils restent courts, mais s'épaississent notablement ; car c'est sur eux que porte principalement le poids du corps. Les os du carpe et du tarse forment de même un massif court, afin d'éviter le trop grand

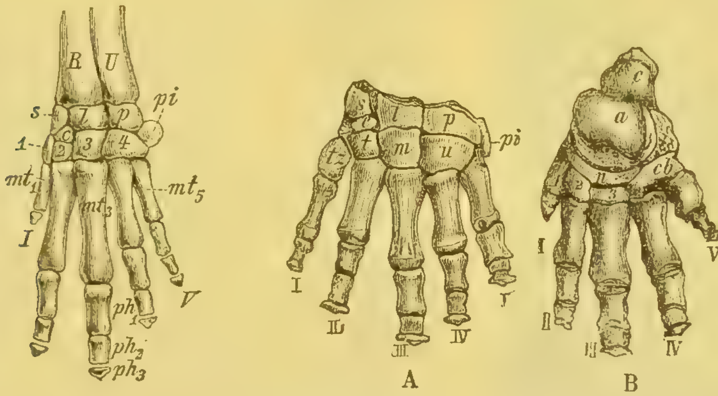


Fig. 528. — Extrémité du membre antérieur gauche d'*Hyrax capensis* : *R*, radius; *U*, cubitus; *s*, scaphoïde (= radial); *l*, semi-lunaire (= intermédiaire); *p*, pyramidal (= ulnaire); *pi*, pisiforme; *c*, central; 1-4, les 5 carpiens, dont les deux derniers sont soudés; mt_{1-5}, métacarpiens; ph_{13}, phalanges; I-V, doigts.

Fig. 529. — Extrémités des membres d'*Elephas indicus*. — A, membre antérieur ; B, membre postérieur : *s*, scaphoïde, soudé au central, *c*; *l*, semi-lunaire; *p*, pyramidal; *pi*, pisiforme; *tz*, trapèze, *t*, trapézoïde; *m*, grand os; *u*, os crochu (=unciforme); — *a*, astragale; *c*, calcanéum ; *n*, scaphoïde (= naviculaire); *cb*, cuboïde; 1-3, cunéiformes; — I-V, doigts.

nombre d'articulations distinctes, qui pourrait être funeste à la solidité du membre.

3° Les phalanges qui portent sur le sol sont entourées d'un sabot protecteur qui les recouvre complètement. De là le nom d'*Ongulés*, donné par opposition à celui d'*Onguiculés*, qui s'applique aux animaux munis d'ongles ou de griffes.

4° Pour accentuer la solidité de la patte, les métapodiaux, au lieu de se placer à côté les uns des autres, se disposent de façon à former une sorte de voûte à convexité antérieure ; les pièces du carpe, du tarse et les doigts suivent le même mouvement; le pied est moins large mais plus épais.

5° Les doigts médians, sur lesquels porte davantage le poids du corps, tendent à devenir prépondérants, tandis que les doigts

atéraux entrent en régression et arrivent à disparaître, en même temps que leurs pièces carpiennes et métacarpiennes; d'où, réduction du nombre des doigts.

6° Enfin il peut y avoir soudure de plusieurs parties, primitivement distinctes, radius et cubitus, tibia et péroné, métapodiaux, pièces du tarse et du carpe.

Le type primitif des Ongulés, réalisé suivant Cope par les *Condylarthres* (*Periptychus*, *Phenacodus*), est encore représenté à l'époque actuelle par l'*Hyrax* (fig. 528). Les huit pièces fondamentales du carpe s'y trouvent représentées, et il s'y ajoute au côté cubital un pisiforme supplémentaire (*pi*). Le caractère spécial de ce massif est sa disposition sérielle : le scaphoïde (radial) (*s*) ne s'articule qu'avec le trapèze (*1*) et le trapézoïde (*2*); le semi-lunaire (intermédiaire) (*l*) avec le grand os (*3*); le pyramidal (ulnaire) (*p*) avec l'os crochu (*4*). De même au membre postérieur, le cuboïde répond à l'astragale, le scaphoïde au calcanéum.

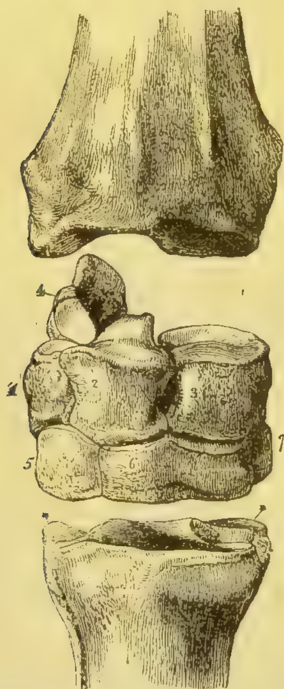


Fig. 530. — Carpe droit d'un Cheval : 1, pyramidal; 2, semi-lunaire; 3, scaphoïde; 4, pisiforme; 5, os crochu; 6, grand os; 7, trapézoïde (HUXLEY).

Chez les Proboscidiens, la même disposition se retrouve dans le carpe (fig. 529 A); mais le tarse a une structure très spéciale : le scaphoïde s'est élargi, et pénètre entre le cuboïde et le calcanéum (fig. 529 B).

Tous les autres Ongulés actuels sont réunis par Cope dans le groupe des *Diplarthres*, et sont caractérisés par l'alternance qui se manifeste dans les deux séries du carpe et du tarse, le cuboïde du tarse s'articule à l'astragale et au calcanéum ; au carpe, le scaphoïde s'articule non seulement au trapèze et au trapézoïde, mais encore au grand os ; le semi-lunaire s'articule à celui-ci, et à l'os crochu.

Pour ce qui a trait au nombre des doigts, les *Condylarthres* fossiles en possèdent à chaque pied le nombre primitif 5 (fig. 531 A); ce nombre persiste à l'époque actuelle chez les Proboscidiens seuls. L'*Hyrax* a encore cinq doigts en avant, mais il n'en a que trois en arrière. Chez les *Diplarthes*, ce nombre est au plus de quatre à chaque pied.

La Paléontologie montre d'ailleurs que cette réduction est le

résultat d'une régression, portant en premier lieu sur le premier doigt (à partir du radius) et que ces animaux descendent d'ancêtres pentadactyles.

Les Diplarthes se divisent d'une façon très nette en deux groupes : les *Artiodactyles*, qui reposent sur le sol par deux doigts, le troisième et le quatrième ; les *Périssodactyles*, reposant sur le sol par un nombre impair de doigts.

La raison d'être de cette division se voit facilement ; le poids du corps peut porter son effort soit sur un doigt, soit dans l'intervalle compris entre deux doigts. Dans le premier cas, le doigt

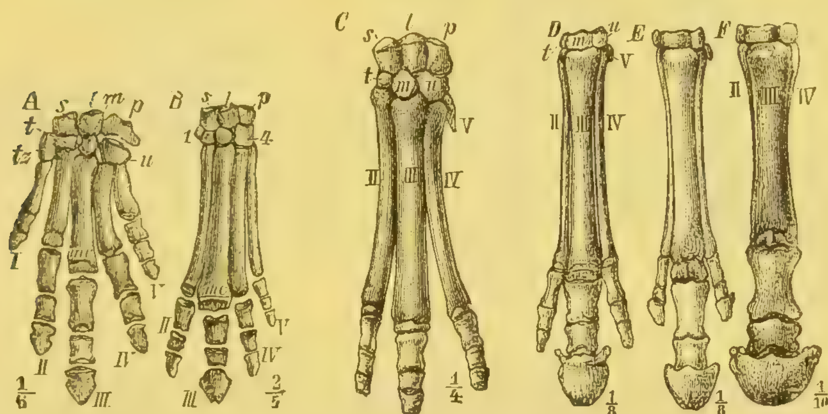


Fig. 531. — Généalogie du pied antérieur gauche du Cheval : A, *Phenacodus primævus* (Éocène) ; B, *Hyracotherium venticolum* (Id.) ; C, *Palæotherium medium* (Gypse) ; D, *Anchitherium aurelianense* (Miocène) ; E, *Hippotherium gracile* (Pliocène) ; F, *Equus caballus*. — *l*, semi-lunaire ; *m*, grand os ; *p*, pyramidal ; *s*, scaphoïde ; *t*, trapézoïde ; *tz*, *1*, trapèze ; *u*, *4*, onciforme ; I-V, doigts et métacarpiens (*mc*).

le plus chargé prend la prédominance, et les doigts latéraux diminuent, tout en restant égaux deux à deux (fig. 531).

Dans le second cas, les deux doigts entre lesquels se porte le poids du corps restent égaux et prennent simultanément la prédominance, pendant que les doigts latéraux diminuent (fig. 532).

La Paléontologie nous montre de remarquables séries, qui tracent d'une façon complète l'histoire de la régression des doigts latéraux.

Si nous prenons d'abord les Périssodactyles, nous trouvons la série suivante observée soit sur l'Ancien continent, soit d'une façon plus complète dans le Nouveau monde (fig. 531) :

Eohippus, *Orohippus*	— *Hyracotherium*	— Eocène infr.	— 4 doigts développés ; rudiment du pouce.
Epihippus.	— *Palæotherium*	— Oligocène	— 4 doigts développés : II, III, IV, V.

»	— *Palæotherium*	— Eocène moy.	II, III, IV, complets; V, réduit au métacarpien.
Mesohippus	»	— Oligocène.	
Miohippus	— *Anchitherium*	— Miocène	— II, III, IV, complets; V. métacarpien rudimentaire.
»	— *Hipparion*	— Miocène moy.	II, III, IV, complets.
Protohippus	»	— Pliocène	
Pliohippus	— »	— Pliocène sup^{r}.	— III, seul complet;
Equus	— *Equus*	— Actuel	— II et IV réduits aux métacarpiens.

On retrouverait de même une chaîne ininterrompue conduisant de l'*Anthracotherium*, dont les quatre doigts reposent sur le sol, bien que les deux externes soient plus petits, aux Suidés actuels, où deux doigts reposent sur le sol, tandis que deux autres, placés en arrière (fig. 532), sont notablement plus courts et n'atteignent pas le sol, et aux Ruminants. Chez ces derniers, la réduction des doigts est portée à des degrés divers.

En voici des exemples (fig. 533) :

	II et V.	III et IV bien développés.
Hyæmoschus (fig. 533 A).	Courts, mais complets.	Entièrement distincts.
Tragulus	*Id.*, non attachés au carpe.	Métacarpiens soudés à la partie supérieure.
Élan. Cerf (C)	Complets, métacarpiens rudimentaires.	Métacarpiens soudés.
Brebis	Rudimentaires.	Métacarpiens soudés.
Chameau	Nuls.	*Id.*

Adaptation a la natation. — Enfin le dernier type que nous ayons à examiner est celui des *Cétacés*, où le membre est transformé en nageoire.

Une première tentative dans cette voie nous est présentée par les *Pinnipèdes*. Ces derniers ont les membres transformés pour la natation, mais ils s'écartent fort peu du type commun. Les membres sont courts; les antérieurs sont peu modifiés et se terminent par cinq doigts munis de griffes (fig. 450).

Au contraire les membres postérieurs, dirigés parallèlement à l'axe du corps, sont transformés en nageoire ; le tibia et le péroné sont ankylosés; le pied, la partie la plus développée du membre, est extrêmement élargi, et a les doigts réunis par une membrane.

Les Cétacés et les *Sirénides* sont bien plus complètement adaptés.

Les membres postérieurs manquent complètement; le Dugong, le Lamantin, et quelques autres, possèdent bien des traces de bassin, mais on ne trouve de rudiments des membres que chez la *Balæna mysticetus*.

Dans les membres antérieurs, dont la ceinture basilaire est réduite à une omoplate très large, les os du bras et de l'avant-

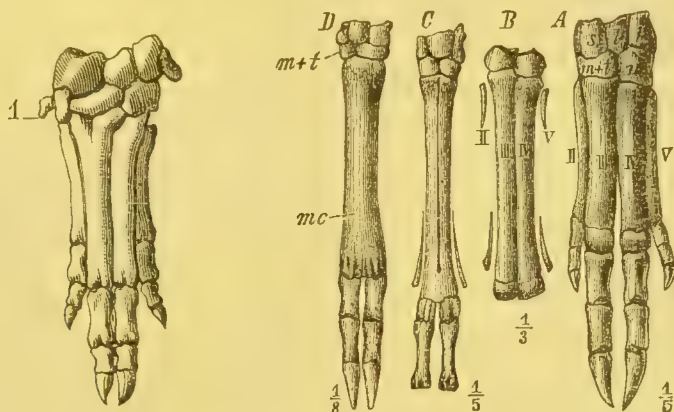


Fig. 532. — Extrémité d'un membre antérieur de Porc.

Fig. 533. — Pieds antérieurs gauches de Ruminants : A, *Hyæmoschus aquaticus;* B, *Gelocus communis* (Oligocène); C, *Cervus;* D, *Tragoceros amaltheus* (Pliocène). — *s*, scaphoïde; *l*, semi-lunaire; *p*, pyramidal; *t*, trapèze; *m*, grand os; *u*, os crochu; II-V, métacarpiens.

bras sont courts et aplatis. Les doigts, au contraire, au nombre de cinq, sont très allongés, et remarquables par leurs nombreuses phalanges; ils sont unis les uns aux autres par un ensemble de muscles et de tissu conjonctif qui réduit la nageoire à une rame formant une masse unique, et merveilleusement adaptée à son usage (fig. 451).

Une dernière question se présente ici relativement à l'homologie des membres antérieurs et des membres postérieurs chez les Mammifères. Il existe en effet une différence notable dans leur orientation. L'articulation du genou se fléchit en arrière; celle du coude en avant; de même, le gros orteil est au côté interne du pied, tandis que le pouce ainsi que le radius est au côté externe. On a depuis longtemps invoqué pour expliquer cette différence une torsion de 180°, subie par l'humérus, torsion dont on croyait trouver la marque dans l'obliquité de la gouttière postérieure que présente l'os adulte, notamment chez l'homme (Martins). Gegenbaur montra même que cette torsion se produisait réellement dans le développement ontogénique, et il évalua à 47° la torsion subie depuis le huitième mois de la vie fœtale, jusqu'à l'âge adulte. Les travaux de Julien et de Sabatier ont battu en brèche cette théorie. Il importe en effet de remarquer que la disposition primitive des deux membres, ontogéniquement et phylogéniquement, est différente de ce qu'elle est chez les Mammifères adultes. Les deux membres sont en effet perpendiculaires au plan sagittal; leur articulation principale, coude ou genou, est en dehors; les deux os de l'avant-bras et de la jambe

sont verticaux et parallèles au plan sagittal, le radius et le tibia en avant, ainsi que le pouce et le gros orteil.

Plus tard, les deux membres s'élèvent; l'angle que forme leur premier article avec le second, de droit qu'il était primitivement, devient très obtus; en même temps, l'humérus subit une torsion de dehors en dedans, et d'avant en arrière; le coude vient en arrière.

Le fémur subit une torsion inverse d'arrière en avant, le genou vient en avant; comme ces deux torsions sont de 90°, la rotation totale d'un des os par rapport à l'autre est de 180°; les deux membres prennent la disposition réciproquement inverse que nous avons signalée.

Les recherches de Gegenbaur semblent d'ailleurs montrer que la rotation est subie par le corps même des deux os, bien que certains anatomistes (Julien, Sabatier) inclinent à croire que la torsion se produit dans l'articulation du membre.

Dans le mouvement indiqué ci-dessus, la main des Mammifères est tournée en arrière, le pouce en dehors. Pour la ramener dans la position qu'elle occupe, quand ces animaux marchent, c'est-à-dire en avant, le pouce en dedans, le radius tourne autour du cubitus par son extrémité inférieure; celle-ci vient se mettre au côté interne de l'extrémité cubitale; le membre antérieur des Mammifères est donc constamment à un état analogue à ce qu'on nomme la supination chez l'Homme (1).

(1) Consulter à propos de ces considérations morphologiques : Ch. Martins, Mém. Acad. sc. de Montpellier, 1857 ; Durand (de Gros), *Les origines animales de l'Homme*, Paris, 1871; Julien, Revue d'anthropologie, 1879; Sabatier, *Comparaison des ceintures et des membres chez les Vertébrés*, Montpellier, 1880; Poirier, *Développement des membres*, Paris, 1886; Testut, *Traité d'anatomie humaine*, Paris, 1889.

CHAPITRE XVI

VERTÉBRÉS. — APPAREIL DIGESTIF

Généralités. — L'appareil digestif des Vertébrés est toujours un tube ouvert à ses deux extrémités, et dont les orifices sont constamment éloignés l'un de l'autre.

Au point de vue ontogénique comme au point de vue phylogénique, le tube digestif est primitivement un tube droit, ayant la longueur du tronc; la bouche se trouve à la partie antérieure, tandis que l'orifice de sortie est dans le voisinage de l'extrémité postérieure.

Dans les types spécialisés, il se complique de plus en plus, soit par des modifications dans sa forme et dans sa structure, soit par la formation d'annexes glandulaires de plus en plus différenciées.

Les changements de formes les plus essentiels concourent tous au même but : rendre plus complètes et l'action des sucs digestifs sur les aliments ingérés et l'absorption des matériaux assimilables résultant de cette action.

Les moyens mis en œuvre pour arriver à ces résultats sont de diverses natures :

1° Le tube lui-même s'allonge et doit alors, pour se loger dans l'espace qui lui est réservé, former des circonvolutions plus ou moins nombreuses;

2° Son calibre s'augmente dans certaines parties. En d'autres, il se forme des poches fermées par des sphincters, où les aliments doivent séjourner pendant un certain temps et qui sont désignées suivant leur nature sous les noms de *jabot*, *gésier*, *estomac*, *cæcum*, etc. ;

3° Enfin la membrane digestive peut former des replis constituant des *villosités* hérissant sa surface, des *valvules spirales*, ou des *valvules conniventes*, c'est-à-dire circulaires, qui ont pour effet de retarder la marche des aliments.

Ces modifications spéciales sont d'ailleurs en rapport avec le régime de l'animal.

La digestion des aliments végétaux est plus difficile et plus longue que celle des matières animales; les parties alimentaires

y étant plus rares, la somme de matériaux ingérés doit être plus considérable. Aussi est-ce chez les Herbivores que nous rencontrerons les plus grandes modifications, et, tandis que chez le Chien la surface digestive équivaut à peine aux deux tiers de la surface extérieure, elle la dépasse deux ou trois fois chez le Cheval et le Bœuf.

En même temps qu'une différenciation dans la forme, il se produit dans les cellules de la muqueuse digestive une spécialisation. Tandis que dans les premières phases de la vie embryonnaire, elles sont toutes, comme chez les animaux inférieurs, absolument semblables, il ne tarde pas à se faire un départ, et la faculté sécrétoire reste plus particulièrement dévolue à un certain nombre d'entre elles, qui se localisent dans la région moyenne de l'intestin. Là elles se groupent le plus ordinairement de façon à venir tapisser les parois d'enfoncements plus ou moins compliqués, tantôt cylindriques, en doigts de gant, tantôt ramifiés, qui se logent dans l'épaisseur du tube digestif.

Ces groupes de cellules, qui méritent dès lors le nom de *glandes*, peuvent enfin se développer d'une façon extraordinaire, et constituer alors des corps appendiculaires plus ou moins considérables, qui font saillie hors du tube digestif, avec lequel ils communiquent par un canal sécréteur. En même temps, les diverses glandes ainsi formées se différencient par la nature des sucs sécrétés, et on arrive ainsi au maximum de la division du travail, qui, chez les Vertébrés, se trouve réalisé de très bonne heure. Presque dès la base de la série, on peut distinguer toutes les glandes dont nous aurons à faire l'histoire, les *glandes salivaires*, les *glandes gastriques*, le *pancréas*, le *foie* et les *glandes intestinales*.

Développement du tube digestif. — La segmentation de l'œuf, à quelque groupe qu'il appartienne, aboutit toujours, après un certain nombre de phases qu'il est inutile de rappeler ici, à la formation d'une blastosphère, dont les parois sont constituées par deux enveloppes cellulaires : l'une extérieure qu'on nomme *épiblaste* ou *exoderme;* l'autre interne, l'*hypoblaste* ou *endoderme*. La cavité de cette sphère, qui n'est pas autre chose que l'*intestin primitif*, le *protogaster*, communique primitivement chez les Vertébrés inférieurs (*Cyclostomes*, *Esturgeon*, *Sélaciens*, *Amphibiens*) avec l'extérieur par un orifice qu'on nomme *blastopore*. Mais ce blastopore se ferme tôt ou tard, et le protogaster est alors constitué par un sac absolument clos, tapissé par l'hypoblaste. Chez les Vertébrés élevés, le blastopore ne se forme jamais réellement, et l'intestin primitif est clos dès son origine.

Dans tous les cas, il renferme dans son intérieur le vitellus nutritif qui est destiné à la nutrition de l'embryon. — Le protogaster tout entier ne contribue pas à la formation du tube digestif de l'adulte. D'une manière générale, tout le long du contour de l'aire où se formera le corps de l'embryon, se creuse un sillon, qui a pour effet de produire un étranglement dans la cavité digestive primitive, et de la diviser en deux parties, dont la supérieure seule contribuera à former l'intestin définitif (fig. 534). La partie inférieure (*V*) se sépare de plus en plus de la première, et finit par ne plus

communiquer avec elle que par un fin canal, le *canal vitellin*. Cette partie apparaît d'une façon très nette au-dessous de l'embryon, et constitue la *vésicule ombilicale*, reliée au corps par un mince pédicule; c'est dans cette vésicule que se trouve réuni le reste du vitellus nutritif.

Après la délamination de la paroi du corps qui aboutit à la formation du cœlome, le sac digestif constitue un sac clos en avant et en arrière, et entouré par la splanchnopleure, formée de deux feuillets cellulaires : le feuillet hypoblastique formera l'épithélium intestinal et les glandes qui en dépendent; le feuillet mésodermique formera le revêtement musculaire et le tissu conjonctif de la tunique externe du tube digestif.

Enfin, aux deux extrémités du corps de l'embryon, naissent deux invaginations exodermiques qui vont au-devant du sac intestinal. Elles finissent par l'atteindre, et le tube s'ouvre alors à l'extérieur par ses deux extrémités. Il ne lui reste plus qu'à s'accroître, et à subir des modifications secondaires, qui l'amèneront à l'état adulte sous lequel nous devons l'étudier.

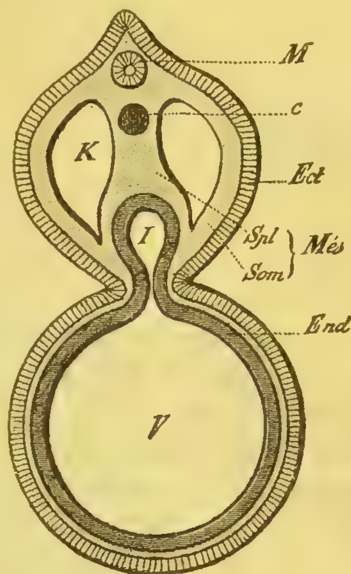


Fig. 534. — Schéma d'une coupe transversale d'un embryon de Vertébré, passant par le canal vitellin. — *Ect*, ectoderme; *End*, endoderme ;*Més*, mésoderme; *Spl*, splanchnopleure; *Som*, somatopleure; *K*, cœlome; *c*, corde dorsale; M, canal médullaire; I, intestin; V, cavité de la vésicule ombilicale.

Nous voyons, en résumé, que le tube digestif a une triple origine, et qu'on doit dès lors y distinguer trois parties :

1° L'intestin buccal, constitué par une invagination du feuillet externe (*stomodæum*);

2° L'intestin moyen ou *mesentéron*, la seule partie dérivant de l'intestin primitif;

3° L'intestin anal, constitué comme le premier par une invagination épiblastique, le *proctodæum*.

En réalité, il reste rarement trace de cette division, et il n'est pas possible de s'en servir pour un programme d'étude comparative de l'appareil digestif des Vertébrés. Mais cet appareil se compose à peu près toujours d'un certain nombre de parties plus ou moins nettement différenciées, dont chacune va faire l'étude d'un paragraphe spécial. Ce sont : 1° la cavité buccale; 2° l'œsophage, l'estomac et l'intestin réunis sous le nom d'intestin moyen; 3° le rectum ; 4° les glandes annexes.

§ 1. — *Étude de la bouche.*

L'intestin buccal, ou simplement la *bouche* des Vertébrés, est une cavité en forme d'entonnoir, qui s'ouvre directement à l'extérieur dans le voisinage de la région antérieure du corps.

Les aliments y sont mâchés par des organes spéciaux attachés aux parois de la bouche, les *dents*, et des glandes, très volumineuses, sécrètent un premier liquide digestif, la *salive*, qui digère les aliments amylacés, grâce à la *ptyaline* qu'il renferme. Ce sont les *glandes salivaires*.

Nous aurons donc à examiner successivement :

1° La cavité buccale elle-même et ses dépendances;

2° Les dents;

3° Les glandes buccales.

Étude de la cavité buccale. — La cavité buccale est limitée de toutes parts par une muqueuse, dont l'épithélium prend naissance, comme nous l'avons vu, aux dépens d'une involution de l'exoderme, le stomodæum. En divers points, la muqueuse est soutenue par des parois osseuses. Le plafond de la cavité buccale est notamment constitué par une voûte osseuse plus ou moins complète, qui n'est autre chose, au moins dans les types inférieurs, que la base même du crâne. Les parois latérales sont constituées par des os dépendant du premier arc viscéral : une partie (palato-ptérygoïdienne), est attachée directement ou indirectement à la base du crâne ; la partie inférieure s'articule en arrière avec la précédente et forme la mandibule inférieure (voir au chapitre précédent, p. 877). C'est entre ces deux parties qu'est percée la fente buccale.

Le plancher de la bouche est soutenu enfin par les arcs branchiaux, lorsqu'il est percé de fentes branchiales. Il est purement membraneux chez les Vertébrés supérieurs, où il est complètement fermé.

Nous avons vu (p. 902) comment, chez les Vertébrés supérieurs, cette cavité buccale primitive se divisait en deux cloisons superposées, grâce à la formation du *palais*, cloison horizontale développée aux dépens des pièces de la mandibule supérieure (fig. 535).

La base du crâne n'intervient plus alors aucunement dans la formation des parois osseuses de la bouche. Les narines, qui s'ouvraient primitivement dans la bouche, se continuent par la rampe supérieure et vont s'ouvrir dans le *pharynx*, ou *arrière-bouche* (fig. 535).

Cette disposition, déjà indiquée chez les Chéloniens, n'atteint son développement complet que chez les Crocodiliens, les Oiseaux et les Mammifères.

Fente buccale. — La fente buccale est comprise entre la mandibule supérie murcet la andibule inférieure. C'est par les mouvements de cette dernière que la bouche peut s'ouvrir ou se fer-

mer. Chez le plus grand nombre des Poissons, chez ceux où la suspension de la mâchoire est du mode hyostylique (*Sélaciens*, (*Ganoïdes*, *Téléostéens*), la mâchoire supérieure est susceptible de certains mouvements à la vérité peu étendus. Ils disparaissent même complètement dans certains cas, soit par rigidité des ligaments

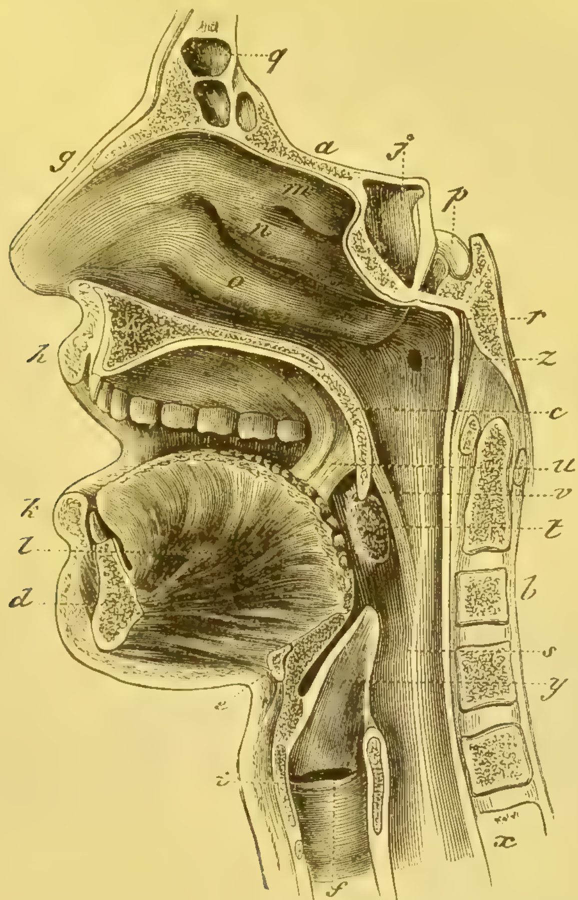


Fig. 535. — Coupe sagittale de la portion inférieure de la tête de l'homme : *a*, base du crâne; *b*, colonne vertébrale; *c*, voile du palais, continuant en arrière le palais osseux; *d*, coupe du maxillaire inférieur; *e*, os hyoïde; *f*, glotte et cordes vocales; *g*, nez; *h*, *k*, lèvres, comprenant entre elles la fente buccale; *i*, cartilages du larynx; *j*, sinus sphénoïdaux; *l*, langue; *m*, *n*, *o*, cornets du nez; *p*, selle turcique; *q*, sinus frontaux; *r*, muqueuse de la voûte du pharynx; *s*, œsophage; *t*, amygdale; *u*, piliers du voile du palais; *v*, piliers externes; *x*, série des corps des vertèbres cervicales correspondant au pharynx; *y*, épiglotte; *z*, orifices de la trompe d'Eustache.

(quelques *Acanthoptérygiens*), soit par synostose de la mâchoire supérieure avec le crâne (*Pharyngognathes*). Les mouvements sont à peu près nuls dans le mode de suspension amphistylique (*Notidanidés*). Ils ne sauraient exister dans les crânes autostyliques (*Holocéphales*, *Dipneustes*, *Amphibiens*, *Amniotes*,). Exceptionnellement chez les *Plagiotrèmes* (*Sauriens*, *Ophidiens*), la mâchoire

supérieure est mobile, par suite du mode spécial d'articulation de l'os carré. Enfin, chez les *Oiseaux*, bien que la mandibule supérieure soit unie au crâne, elle peut souvent exécuter de légers mouvements, grâce à l'élasticité des articulations ou même à la présence d'une véritable charnière.

Lèvres. — Le plus souvent les maxillaires limitent réellement la cavité buccale, et, tandis que la muqueuse de la bouche les revêt intérieurement, c'est par le tégument cutané que sont directement recouverts ces os à l'extérieur.

Mais quelquefois, surtout au sommet de la série, il se forme en avant des mandibules deux nouveaux replis charnus : les *lèvres* (fig. 535, *k*, *h*), qui limitent alors l'orifice de la bouche. Elles existent déjà chez quelques Poissons ; mais elles n'atteignent un développement important que chez les Mammifères, et particulièrement parmi les Ongulés et les Primates. Elles jouent chez ces animaux un double rôle : grâce aux muscles nombreux qu'elles renferment, elles prennent une part très grande à la préhension des aliments; de plus, comme elles sont extensibles, elles peuvent, tout en restant closes, permettre aux mâchoires de se mouvoir, et retiennent alors les aliments dans la bouche. Dans ce but, la fente buccale se rétrécit, et il se constitue sur chaque côté une paroi continue allant de l'une à l'autre mâchoire : ce sont les *joues*.

Chez les Singes de l'ancien monde et quelques Rongeurs (*Hamster*, *Spermophilus*), l'espace compris entre les joues et les maxillaires augmente considérablement. Il se forme ainsi deux poches où l'animal peut mettre en réserve les aliments dont il s'empare et qu'ensuite il mange à loisir : ce sont les *abajoues*.

Étude de la langue. — Enfin, il est un dernier organe dépendant de la cavité buccale, qui joue dans la mastication un rôle important et où se localisent très généralement les terminaisons gustatives : c'est la *langue*, dépendance du plancher membraneux de la cavité buccale.

La langue apparaît, chez les Poissons, comme un épaississement du plancher de la bouche. Elle atteint, en général, dans ce groupe fort peu de développement. C'est uniquement un organe sensoriel riche en terminaisons gustatives, mais non mobile.

Ce n'est que chez les *Sélaciens*, et chez le *Polypterus*, qu'elle s'individualise, et que sa pointe et ses bords sont libres. Chez les *Dipneustes*, elle devient musculaire et est capable de mouvements propres.

La langue n'est pas spécialisée chez les *Gymnophiones*, les *Phanérobranches*, les *Urodèles* les plus inférieurs ; elle manque aussi,

par suite d'une régression, chez quelques Anoures (*Pipa*, *Dactylethra*).

Chez les autres *Anoures* et quelques *Salamandrines*, la langue atteint un puissant développement. C'est un organe très mobile, à muscles nombreux, permettant les mouvements les plus variés. Dans presque tous, la langue est attachée en avant, et sur une très faible étendue, près du bord de la mandibule inférieure. Son bord postérieur est, au contraire, libre. Elle peut se renverser en avant, à la façon d'un pont-levis, de sorte que le bord postérieur se place en avant; dans ce mouvement la langue s'abat sur la proie que l'animal veut saisir, et qui est englobée par le suc visqueux sécrété par les glandes de la face dorsale de l'organe. Par exception, la langue est libre en avant, attachée en arrière, et rentre par suite dans le type général chez le *Rhinophrynus dorsalis*. Dans les genres *Spelerpes*, *Batrachoseps*, etc., elle est reliée au plancher buccal par un mince pédoncule central, éminemment protractile; elle a par suite la forme d'un champignon.

A partir des Reptiles, la langue entre en connexion étroite avec les débris du squelette viscéral, qui s'unissent pour constituer l'*os hyoïde*. Cet os devient, à proprement parler, le squelette propre de la langue; les muscles qui viennent s'y attacher et le meuvent dans divers sens, servent aussi à mouvoir la langue tout d'une pièce. Deux cas sont alors à distinguer : ou bien le système musculaire propre de la langue est peu développé, et cet organe est formé de tissu conjonctif, souvent recouvert par un épithélium corné : c'est un organe passif, incapable d'autres mouvements que ceux où l'entraînent les muscles de l'os hyoïde ; ou bien, au contraire, il s'y développe un appareil musculaire puissant, qui lui permet les mouvements les plus variés.

Les deux types sont réalisés chez les Reptiles, où la langue offre d'extrêmes variations. Chez les *Chéloniens*, c'est une masse immobile, soudée sur la plus grande partie de son étendue au plancher buccal. C'est avant tout un organe sensoriel, comme le montre le développement exagéré des papilles, notamment chez les Tortues terrestres.

Chez les *Serpents*, c'est un organe réservé essentiellement au tact. Il est long et grêle, bifide à son extrémité, et peut faire saillie au dehors, même quand les mandibules sont closes, par une échancrure de la pointe du museau. Au repos, son extrémité postérieure rentre dans une gaine attachée à la face ventrale du larynx.

C'est parmi les *Sauriens* que se rencontre la plus grande variété; les mo-

difications de la langue ont servi à l'établissement des divisions principales du groupe.

Les *Fissilingues* (Lézards) ont la langue tout à fait semblables à celle des Serpents ; elle est très longue, bifide, et très protractile (fig. 536, A). A l'état de repos, elle se retire aussi dans une gaine dépendant de la muqueuse et placée sur le plancher de la bouche.

Les *Brévilingues* (Scincoïdes) l'ont au contraire courte, épaisse à la base, mais amincie et plus ou moins tronquée en avant, sans gaine de rétraction et peu protractile.

Chez les *Crassilingues* (Ascalabotes, Iguanes), elle est encore plus courte et charnue, arrondie à l'extrémité, et ne peut plus faire saillie hors de la bouche.

Mais la plus remarquable est la langue des *Vermilingues*, c'est-à-dire des

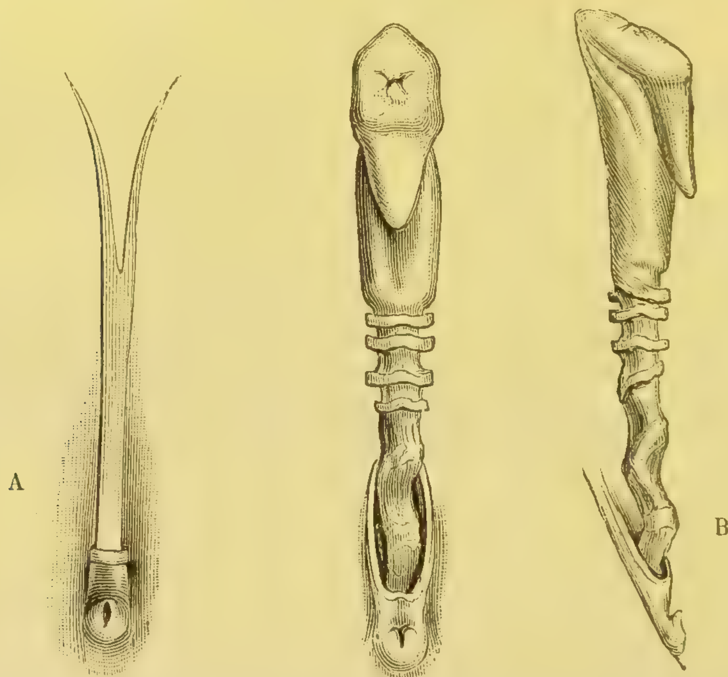


Fig. 536. — Langues de Sauriens. — A. Langue de Varan (Fissilingue). — B. Langue de Caméléon (Vermilingue) vue dorsalement et de profil.

Caméléons (fig. 536, B). C'est un organe vermiforme, épaissi et creusé d'une cavité au sommet. La figure 536 B indique sa forme extérieure. La partie basilaire, froncée à l'état de repos, entoure une tige osseuse représentant l'os hyoïde. C'est à la base de cet os que s'insèrent les muscles longitudinaux (m. hyoglosses) qui amènent la rétraction. — Mais d'autres muscles plus puissants encore, les m. génio- et mylo-hyoïdiens, joints aux muscles propres de la langue, eux-mêmes très compliqués, la font saillir à une grande distance et avec une rapidité extrême. De la sorte, ces animaux lents peuvent s'emparer des Insectes dont ils se nourrissent, et qu'ils englobent dans le liquide visqueux dont le capuchon terminal est toujours entouré.

La langue des *Crocodiles* revient, au contraire, au type des Chéloniens; c'est une plaque large et épaisse, se terminant en avant par une extrémité arrondie. Elle est soudée sur toute sa face inférieure au plancher de la bouche, et par suite ne peut faire saillie au dehors.

Chez les OISEAUX, nous trouvons, au moins dans la plupart des

cas, une langue cornée et immobile. En rapport avec la forme du bec, cet organe est très étroit. Son épithélium devient corné à partir du sommet, si bien que la base de la langue seule est molle sur une plus ou moins grande longueur.

En général pointue, il peut arriver que la langue soit fourchue à son extrémité (*Oiseaux-mouches*), ou même déchiquetée en forme de pinceaux (*Trichoglossinæ*, parmi les Perroquets).

La langue porte très fréquemment des papilles, parfois localisées sur les bords de l'organe, d'autres fois envahissant toute la face supérieure. Deux d'entre elles sont particulièrement proéminentes de part et d'autre de la base de la langue. Toutes ces papilles sont dirigées en arrière. La langue est protractile, grâce aux mouvements de l'os hyoïde. Chez les *Pics*, notamment, l'os hyoïde est extraordinairement allongé, et ses cornes postérieures, à l'état de repos, arrivent jusque derrière le crâne. Mais sous l'action de muscles très compliqués, tout ce système est attiré en avant, et la langue peut ainsi faire saillie au dehors d'une longueur très considérable.

Les *Perroquets* et les *Rapaces*, les premiers surtout, s'écartent le plus du reste des Oiseaux par leur langue épaisse et charnue ; mais elle est constituée plutôt par du tissu adipeux, des glandes et des vaisseaux que par des muscles. Aussi est-elle d'une mollesse extraordinaire.

C'est dans la classe des Mammifères que la langue acquiert en volume et en importance fonctionnelle son plus grand développement. L'appareil musculaire est remarquable par sa richesse : il ne compte pas moins de dix-huit muscles; une partie sert à mouvoir l'os hyoïde ; les autres, les muscles propres de la langue, s'insèrent sur cet os ou sur le maxillaire, ou même sur les parties molles. Outre ses fonctions sensorielles, qui seront étudiées plus loin, la langue des Mammifères intervient dans nombre d'actes physiologiques : elle concourt à la préhension, ramène sous les dents les aliments soumis à leur action mécanique, contribue à la succion des liquides, à la déglutition, et enfin chez l'Homme à la parole.

Étude des dents. Généralités. — Les *dents* sont des organes durs, disposés dans la bouche ou auprès d'elle, et servant en général à la préhension et à la mastication. Ces corps prennent naissance aux dépens de la couche profonde de l'épiderme buccal (couche de Malpighi), mais le derme sous-jacent intervient aussi toujours, comme nous le verrons, pour une large part dans leur formation. Elles sont donc, dans tous les cas, d'origine à la fois exodermique et mésodermique.

Pour mieux comprendre les homologies des dents, étudions ce qui se passe chez certains Sélaciens, le *Scyllium canicula* par exemple. Les écailles placoïdes qui couvrent la peau se continuent sur les bords de la bouche et jusque dans la cavité elle-même, sans changer de nature ni d'aspect; dans cette situation, elles constituent les *dents* qui, chez les jeunes *Scyllium*, ne diffèrent en rien des écailles tégumentaires. A mesure que l'animal grandit, elles prennent toutefois un développement de plus en plus considérable, et l'homologie primitive semble disparaître. Mais cette observation n'est pas moins, pour l'anatomie comparée, une précieuse indication, et Gegenbaur a pu affirmer l'identité de nature des deux sortes d'organes, affirmation que vérifie, comme nous le verrons, le mode de formation des dents.

Les dents, étant d'origine presque superficielle, sont au début indépendantes de toute connexion avec les parties solides du squelette. Elles restent ainsi mobiles pendant toute la vie chez quelques *Sélaciens*. Mais, le plus souvent, elles affectent des rapports plus intimes avec les os, et acquièrent par là plus de stabilité et plus de puissance. Cette union peut se faire de deux manières, soit qu'il se constitue un os d'attachement liant la dent aux parties dures sous-jacentes (*synostose*), soit qu'il y ait attachement par *gomphose*, c'est-à-dire que la dent soit logée dans une *alvéole* de l'os qui la porte. Ce dernier cas ne se rencontre actuellement d'une façon normale que chez les Crocodiles et les Mammifères. Cependant, on en cite quelques cas parmi les Poissons, par exemple chez le *Lepidosteus*.

Structure des dents. — Les dents doivent leur solidité aux sels calcaires dont elles sont presque exclusivement formées; trois éléments entrent dans la constitution de la dent : l'*ivoire*, l'*émail* et le *cément*. Tous les trois sont imprégnés de sels minéraux, consistant surtout en phosphates et carbonates de chaux et de magnésie; mais la proportion plus ou moins grande de matière organique leur donne des degrés de dureté très différents.

Le plus important est la *dentine* ou *ivoire*, qui constitue le corps même de la dent (fig. 537, *B*). C'est une matière à peu près homogène, contenant environ 28 p. 100 de matière organique, et pénétrée dans toute son étendue de petits canalicules, plus ou moins perpendiculaires à la surface de la dent. L'ivoire est toujours la plus interne des parties dures de la dent. C'en est aussi la plus constante.

En dehors se trouve l'*émail* (*A*), le plus dur des trois éléments; il ne contient que 3 à 5 p. 100 de matières organiques, et il est formé par de petits prismes striés transversalement, fortement

pressés les uns contre les autres, et disposés dans la direction des tubes de l'ivoire qu'ils recouvrent. L'émail peut manquer complètement (Narval, Dugong, quelques Reptiles, tous les Édentés), ou n'être développé que sur une étendue très restreinte. En général, il recouvre toute la partie qui fait saillie au dehors, et qu'on appelle la *couronne* de la dent, sans apparaître sur les parties cachées dans la muqueuse, sur les *racines*. L'ivoire de la racine est recouvert par le cément (E). Il existe chez tous les Mammifères et chez tous les animaux où la dent est reçue dans des alvéoles ou de profonds sillons des os. Il a beaucoup d'analogie avec l'os, et il renferme un nombre considérable de cellules tout à fait semblables aux ostéoblastes. Des canaux vasculaires identiques aux canaux de Havers s'y rencontrent parfois, surtout dans les couches épaisses. C'est le seul des éléments de la dent qui soit un véritable tissu.



Fig. 537. — Coupe d'une dent: A, émail; B, ivoire; C, cavité de la pulpe; D, collet; E, cément.

Le cément n'est pas toujours limité à la racine. Il peut s'étendre sur la couronne (dents des Ongulés); mais, dans tous les cas, il est constamment extérieur à l'émail (fig. 546).

Remplacement des dents. — Les dents, soumises continuellement à un frottement mécanique, peuvent s'user, et deviennent impropres à la fonction qu'elles doivent remplir. Elles doivent alors être remplacées par de nouvelles dents qui viennent se substituer aux anciennes, désormais inutiles. Ce remplacement des dents, chez les Poissons et quelques Reptiles, peut s'effectuer un nombre considérable de fois, et deux procédés peuvent être employés dans ce but. Chez les Poissons, en arrière de la rangée de dents en activité, se trouvent constamment, sur la face interne de la mâchoire, un ou plusieurs autres rangs de ces organes à différents degrés de développement, couchés sous des replis de la muqueuse; ces dents sont alignées en file les unes derrière les autres; et lorsqu'une des premières vient à être mise hors d'usage soit par l'usure, soit accidentellement, elle est rapidement remplacée par la dent qui la suit. C'est le procédé par *rem-*

placement latéral. Chez les Reptiles, le remplacement latéral se retrouve pour les crochets venimeux des *Serpents;* mais chez les *Crocodiliens*, la dent de remplacement se développe au-dessous de l'ancienne, et prend sa place quand elle est tombée. Il y a *remplacement vertical*.

Chez les Mammifères, le remplacement des dents n'a plus l'importance physiologique qui se rencontrait chez les Vertébrés inférieurs. Les dents tombent avant d'être usées, et c'est bien plutôt dans un rappel d'un phénomène ancestral que dans une nécessité physiologique qu'il faut chercher la signification de ce phénomène.

Dans le plus grand nombre des Mammifères actuels, il existe deux dentitions successives : une première dentition, la *dentition de lait*, caractérise le jeune âge, et dure pendant une période plus ou moins longue. A une époque déterminée, ces dents tombent par résorption de la racine, et sont remplacées par d'autres qui se sont développées au-dessous d'elles (*remplacement vertical*). C'est la *dentition définitive*, qui comprend, outre les dents correspondant aux dents de lait, d'autres dents complémentaires à la partie postérieure de la mâchoire, dents complémentaires qui, dès lors, ne subissent jamais de remplacement.

Dans certains types de Mammifères, il n'existe plus de dentition de lait. Ce sont les *Monophyodontes* d'Owen, par opposition aux *Diphyodontes* à deux dentitions successives. Nous aurons à rechercher si c'est là la conservation d'un caractère ancestral, ou plutôt un simple phénomène d'accélération embryogénique, entraînant la régression de la dentition de lait.

Développement des dents. — Nous l'avons déjà dit, les parties qui prennent part à leur formation sont les couches profondes de l'épiderme et les couches du derme immédiatement sous-jacentes.

Le début du germe dentaire est un bourgeon épithélial formé par la couche de Malpighi de la muqueuse buccale, qui s'enfonce dans la profondeur du derme (fig. 538 A). Ce bourgeon, par un processus qu'indiquent suffisamment les figures, finit par devenir tout à fait indépendant de l'épithélium général; il prend bientôt la forme d'un sac à double paroi (fig. 538 C), coiffant une portion du mésoderme (*16*). Les deux parois de ce sac (*12*, *13*) sont formées d'épithélium cylindrique, tandis que l'espace compris entre ces parois est occupé par des cellules étoilées d'origine épithéliale (*15*). Ce sac, qui donnera naissance à l'émail, porte pour cette raison le nom de *sac adamantin*. L'émail (E, *22*) est une production cuticulaire de sa paroi interne. Si l'émail est d'origine épithéliale, il n'en est pas de même des autres substances dentaires qui sont dues aux cellules du derme. L'ivoire, en particulier, tire son origine des cellules externes (*17*) de la papille dermique coiffée par le sac adamantin; il se forme de dehors en dedans. Ces cellules, connues sous le nom d'*odontoblastes*, forment une couche très nette où elles sont disposées sur une seule rangée; elles sont pourvues de prolongements dirigés vers l'organe de l'émail, et c'est autour de ces prolongements que se dépose la dentine (*24*). Les restes des filaments des odontoblastes constituent ce que nous avons déjà décrit sous le nom de *tubes de l'ivoire*. Le

reste de la papille dentaire demeure non calcifié (*16*); il s'y développe des nerfs et des vaisseaux; c'est la partie vivante de la dent, contenue à son inté-

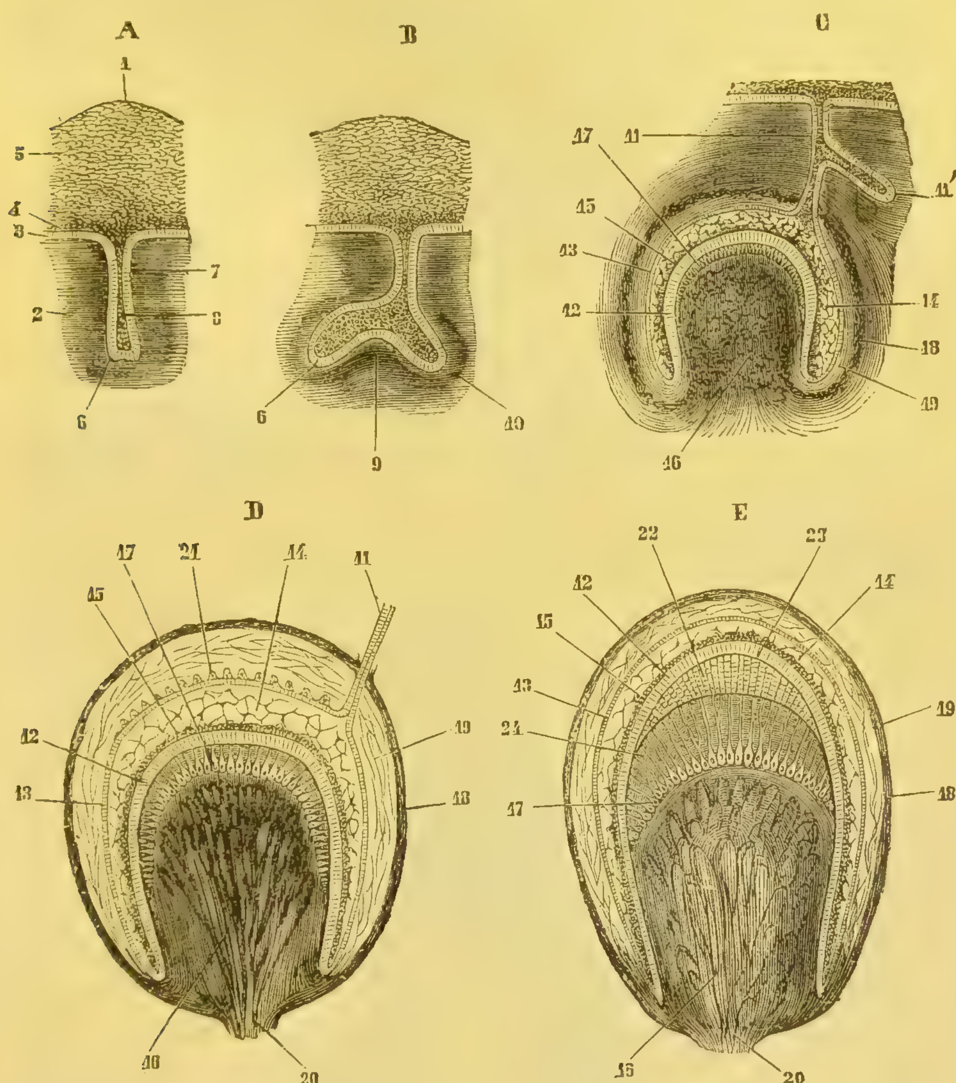


Fig. 538. — Développement des dents chez l'Homme (figures demi-schématiques). — 1, épiderme; 2, derme; 3, couche de Malpighi; 4, couche granuleuse de l'épiderme; 5, couche cornée; 6, fond du bourgeon épidermique; 7, ses parois; 8, ses cellules internes; 9, papille dermique; 10, ébauche de la capsule dentaire; 11, pédicule rattachant le sac adamantin à la couche de Malpighi; 11′, formation du sac adamantin de la dent définitive; 12, paroi interne du sac adamantin; 13, sa paroi externe; 14, cellules étoilées intérieures; 15, couche de cellules arrondies; 16, pulpe dentaire; 17, odontoblastes; 18, 19, les deux couches du sac dentaire; 20, orifice de la dent; 21, papilles épidermiques séparant des bourgeons vasculaires du sac dentaire, destinés à la nutrition du sac adamantin; 22, prismes de l'émail; 23, future surface libre de la dent; 24, ivoire.

rieur, dans une cavité ouverte seulement à l'extrémité de la racine. Elle constitue la *pulpe dentaire.* Cette pulpe est quelquefois tout d'une venue, abstraction faite des prolongements des odontoblastes qui hérissent sa surface. La cavité est alors régulière, large et simple. Plus rarement, l'ivoire est parcouru de

canaux irrégulièrement ramifiés, contenant surtout des vaisseaux (c. de Havers); c'est alors de la *vaso-dentine;* ces canaux, d'ailleurs, peuvent ou bien émaner d'une cavité pulpaire distincte (fig. 463, 6), ou bien constituer un riche réseau de conduits anastomosés ou parallèles entre eux (dents en meules des Sélaciens).

Enfin, autour de l'ivoire de la racine se développe le cément, par calcification directe du tissu environnant. On voit, en résumé, quel rôle important joue l'organe adamantin; c'est lui qui fixe la forme de la dent; il existe toujours, même quand l'émail avorte sur la dent définitivement formée. Chacune des dents a son organe adamantin spécial, et en général les diverses dents de remplacement ont leurs sacs indépendants; il y a exception chez les Mammifères, où l'organe adamantin définitif est lui-même une colonie de l'organe adamantin de la dent de lait (C, *11'*).

Mais il faut surtout remarquer que la majeure partie de la dent est d'origine mésodermique; la dent n'est donc pas une simple production épidermique; elle est, avant tout, le résultat de la calcification du derme, comme nous l'avons annoncé au chapitre XIV; c'est une production homologue aux écailles des Poissons, morphologiquement identique aux corpuscules de la peau des Sélaciens, qui ne diffèrent pas beaucoup des dents de ces mêmes animaux.

Dents des Poissons. — Aucun groupe ne présente, dans la dentition, une variété comparable à celle qui existe chez les Poissons. Comme il arrive souvent pour les divers organes dans les types inférieurs, ni la forme, ni le nombre, ni la situation des dents ne présentent de caractères de quelque fixité, et, dans une même famille, s'établissent d'un genre à l'autre des variations considérables.

Tous les os qui avoisinent la cavité buccale peuvent en porter : la mandibule inférieure, les maxillaires, les prémaxillaires, les palatins, les ptérygoïdiens, les vomers, le parasphénoïde, et même les arcs branchiaux, notamment, chez les *Téléostéens*, les os pharyngiens, qui représentent la quatrième paire d'arcs branchiaux.

Les Sélaciens montrent, au point de vue de la dentition, les caractères les plus primitifs. Nous avons déjà indiqué que leurs dents ne sont autre chose que des écailles de la région péribuccale, qui se sont adaptées à la préhension et à la mastication des aliments, et se sont plus ou moins modifiées. Il n'est pas possible, en effet, d'établir de différence entre les écailles placoïdes et les dents qui garnissent les bords de la fente buccale des *Raies;* celles-ci sont seulement plus fortes et plus serrées, et sont juxtaposées en pavé au-dessus des deux mandibules. Elles peuvent parfois se souder par leur base et former des plaques dentaires continues (*Myliobatis*, fig. 539 A).

La disposition est assez analogue chez certains Requins (*Mustelus*), notamment chez le *Cestracion*, où les dents forment un pavé en mosaïque remarquablement différencié (fig. 539 B). Mais, dans la plupart des Requins, les dents sont plus spécialisées; elles sont

triangulaires, pointues à leur extrémité, à bords parfois finement dentés; d'autres fois, elles présentent plusieurs pointes juxtaposées. Leur forme est utilisée dans la diagnose des genres (fig. 540).

Le fait important à retenir sur la dentition des Sélaciens, c'est la localisation des dents sur le bord des mandibules; la peau seule

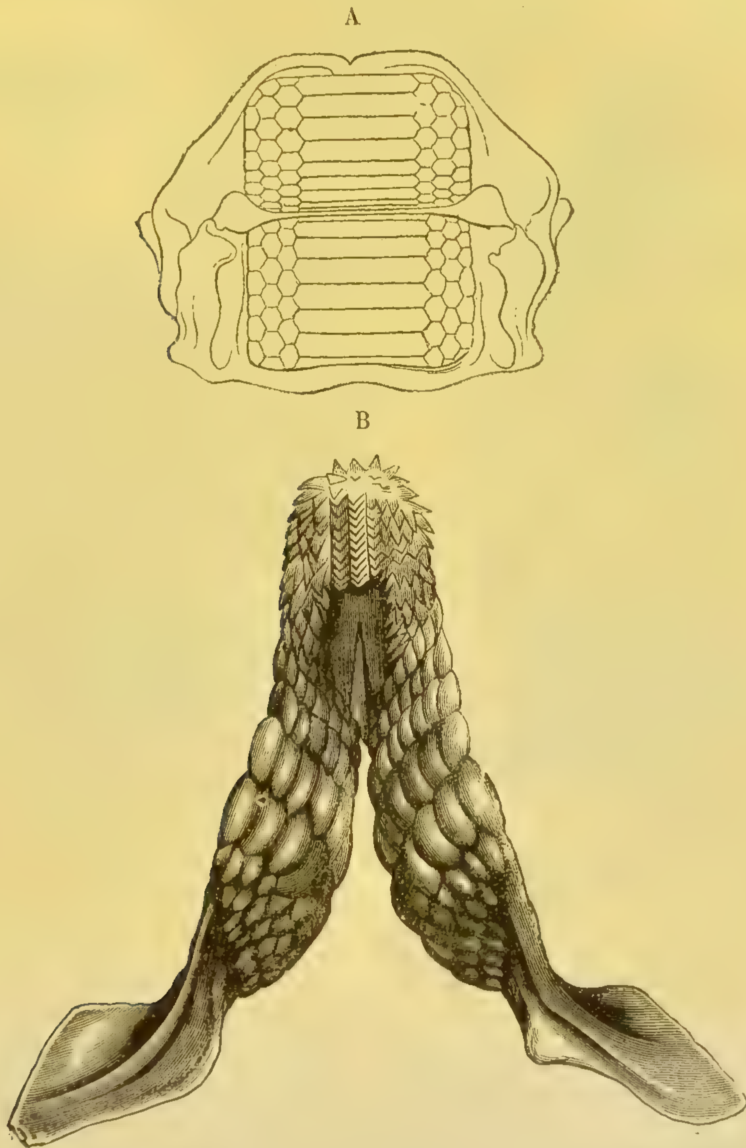


Fig. 539. — A, Mâchoire de *Myliobatis Aquila*; B, mâchoire de *Cestracion*.

possède la propriété de former des écailles placoïdes, la muqueuse de l'intérieur de la bouche ne peut en former.

Au contraire, chez les Ganoides, sauf l'*Esturgeon*, qui est tout à fait dépourvu de dents, tous les os qui entrent dans la formation des parois de la bouche, et la langue elle-même, peuvent porter des dents. Il en est de même chez les Téléostéens.

Dans ces deux groupes, les dents ont très généralement la forme de pointes droites ou recourbées en arrière, grêles et minces; elles ne peuvent pas servir à couper ou à broyer les aliments; elles ne font que retenir dans la bouche les aliments avalés. D'après leurs dimensions, on les distingue en dents en velours, en brosse, en carde, distinctions d'ailleurs peu importantes, car les

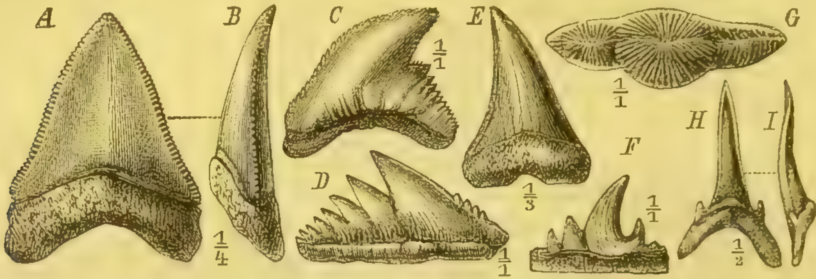


Fig. 540. — Dents de Requin : A, B, *Carcharodon;* C, *Galeocerdo;* D, *Notidanus;* E, *Oxyrhina;* F, *Hybodus;* G, *Acrodus;* H, I, *Lamna.*

dents varient même suivant le sexe et l'âge des individus. Elles sont disposées en lignes parallèles, ou plus souvent forment des rubans où elles sont très serrées les unes auprès des autres.

Chez certains Poissons, les dents peuvent toutefois présenter des formes plus spécialisées. Les antérieures ont en effet quelquefois leur extrémité aplatie, taillée en biseau et tranchante. Ce sont des *incisives* (*Sparidés*, *Balistes*, *Ostracion*), qui, dans le genre *Scarus*, s'unissent en une lame tranchante. Sur le côté, existent dans certains cas des dents fortes, pointues, recourbées : ce sont de vraies *canines* (*Lucioperca*, *Dentex*, *Blennius*). Enfin, quelques Poissons ont des dents aplaties et larges, des *molaires*, parfois sur plusieurs rangées (*Sargus*, *Chrysophrys*), notamment sur les os pharyngiens (*Sciæna*, *Pharyngognathes*). Les dents manquent chez les *Plectognathes* et les *Gymnodontes* (*Diodon*, *Tetrodon*, etc.).

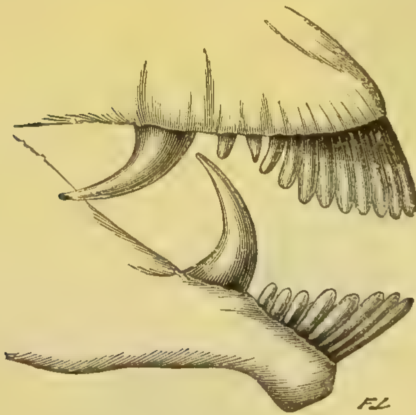


Fig. 541. — Dents incisives et canines de *Blennius vulgaris.*

Les dents se développent par le processus que nous avons indiqué pour les écailles et les dents des Mammifères. Elles sont formées d'ivoire recouvert d'émail. La cavité de la pulpe persiste quelquefois, mais en général elle est envahie par l'ivoire. Chez les Sélaciens, elles sont simplement implantées dans la

muqueuse buccale, devenue épaisse et résistante. Dans le cas le plus général, elles sont reliées à l'os sous-jacent par un ligament, ou par du tissu osseux. Elles sont alors immobiles. Ce n'est que dans des cas très rares qu'elles sont implantées dans des alvéoles (*Sphyræna*, *Lepidosteus*).

Elles sont soumises à un remplacement irrégulier ; lorsqu'une dent est hors de service, elle est remplacée par une autre, qui se développe à côté, et dont l'organe adamantin se forme indé-

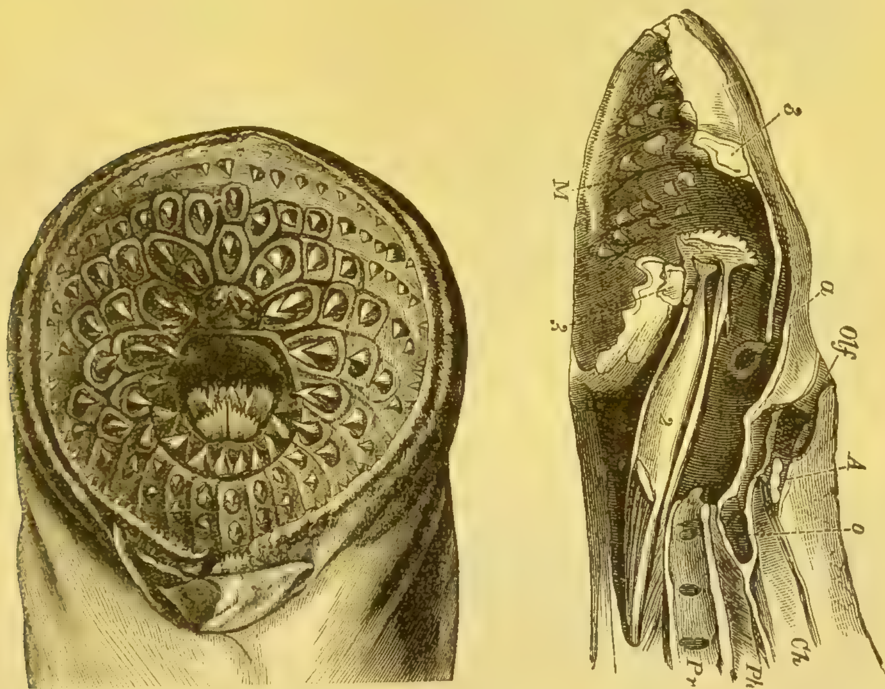


Fig. 542. — A, bouche de Lamproie vue par la face ventrale, montrant les odontoïdes, les mâchoires et l'extrémité du piston lingual. — B, coupe sagittale de la partie antérieure du *Petromyzon marinus : C'h*, notochorde ; *A*, crâne et cerveau : *a*, section du cartilage ethmoïdien ; *Olf*, orifice du sac nasal, se terminant en *o ; Ph*, pharynx ; *Pr*, cavité branchiale, avec les orifices des branchies ; M, ventouse buccale avec ses odontoïdes ; 2, cartilage lingual ; 3, 3, anneau oral (Huxley).

pendamment, et non, comme chez les Mammifères, aux dépens du germe précédent. Le remplacement peut se faire un nombre indéfini de fois.

Appareil buccal des Cyclostomes. — Nous devons traiter tout à fait à part des *Cyclostomes*, au point de vue de l'appareil buccal. La bouche n'est, chez ces animaux, qu'une ventouse placée ventralement, et soutenue par les cartilages labiaux. La cavité buccale a la forme d'un cône, dont le sommet avoisine la base du crâne. Ses parois sont hérissées d'odontoïdes coniques, qui ne sont autre chose qu'un épaississement corné de l'épithélium (fig. 542). (Il en existe un seul placé dorsalement chez les Myxines ; il présente un rudiment d'ivoire.) Au fond de cette cavité, se trouve l'entrée de l'œsophage, limitée par deux cartilages semi-circulaires, qu'on désigne sous les noms

de *mâchoires inférieure* et *supérieure*, mais qui n'ont aucun mouvement possible. Par l'orifice peut faire saillie un organe volumineux, la *langue*, ou mieux le *piston lingual*, organe spécialement adapté en vue de la succion. C'est une tige cylindrique, dont l'axe est occupé par un épais cartilage en forme de sabre, et dont les parois sont formées de nombreux muscles qui peuvent la faire saillir au dehors, et dépasser l'anneau labial ou la rétracter dans sa gaine; la tête du piston est élargie, et recouverte d'une épaisse couche cornée hérissée de dents.

Dents des Batraciens. — Les dents des Batraciens sont moins variables à beaucoup près que celles des Poissons. Elles sont toujours ankylosées à l'os sous-jacent, et ont une forme plus ou moins conique. Elles se terminent par une ou deux pointes. Ce dernier cas est la règle chez nos espèces indigènes.

Ces dents sont tellement enfoncées dans la muqueuse buccale, qu'elles sont quelquefois à peine visibles.

Les os où les dents peuvent s'attacher sont encore assez variables. Chez les formes inférieures, tous les os de la bouche peuvent en porter. C'est le cas de beaucoup de fossiles, de la *Dawsonia*, parmi les espèces vivantes. C'est, comme on devait s'y attendre, chez les Urodèles que la localisation est moindre. Non seulement les maxillaires, prémaxillaires et palatins portent toujours des dents, mais on en trouve aussi sur les vomers, et plus rarement sur le parasphénoïde (*Plethodon*, *Spelerpes*, *Batrachoseps*) et les ptérygoïdiens (*Siredon*, *Menobranchus*). La mâchoire inférieure porte des dents attachées au dentaire et au splénial.

Chez les Anoures, les maxillaires et les prémaxillaires sont seuls toujours pourvus de dents ; les vomers en présentent aussi souvent. Par contre, la mâchoire inférieure est très rarement pourvue de ces organes. Le *Pipa americana* n'en possède aucun. Enfin le *Siren lacertina* a les mâchoires revêtues d'un étui corné comme les têtards, et par suite dépourvues de dents, mais on en trouve sur les vomers et sur les spléniaux de la mâchoire inférieure.

Dents des Reptiles. — Les dents des Reptiles inférieurs sont très semblables aux dents des Batraciens, quoique plus développées. Chez les *Rhynchocéphales*, les plus primitifs de tous les Reptiles, on trouve de petites dents, disposées en rangées régulières sur le maxillaire, le prémaxillaire, le palatin, et, à la mâchoire inférieure, sur le dentaire; on trouve même des traces de dents sur le vomer et le ptérygoïdien. Ces dents sont attachées à l'os, au sommet de petites crêtes osseuses (*acrodontes*). Sur chaque prémaxillaire, se voit en outre une grande dent tranchante, et, lorsque ces incisives sont usées par la mastication, les bords tranchants des mâchoires peuvent les remplacer (fig. 501).

Les *Plagiotrèmes* ont aussi les dents soudées aux os. Elles ne sont pas soumises à un remplacement régulier, mais de nouvelles dents peuvent se développer entre les anciennes et les remplacer au besoin. Ces organes se localisent surtout à la mâchoire supérieure, sur les maxillaires et les prémaxillaires; mais il peut en exister sur les palatins et les ptérygoïdiens. Le bord des mâchoires est relevé chez les *Sauriens* par une crête saillante. C'est sur cette crète que sont fixées les dents, soit au sommet (*acrodontes*), soit sur la face interne (*pleurodontes*). Ce sont encore des dents préhensiles, incapables de mastication. L'incisive antérieure, que nous avons vue permanente chez l'*Hatteria*, existe dans le jeune chez les Plagiotrèmes, et sert à briser la coque de l'œuf. Mais elle tombe après la naissance.

Les dents des Serpents sont beaucoup plus variées, par suite de leur transformation, chez certains types, en appareil vénénifère.

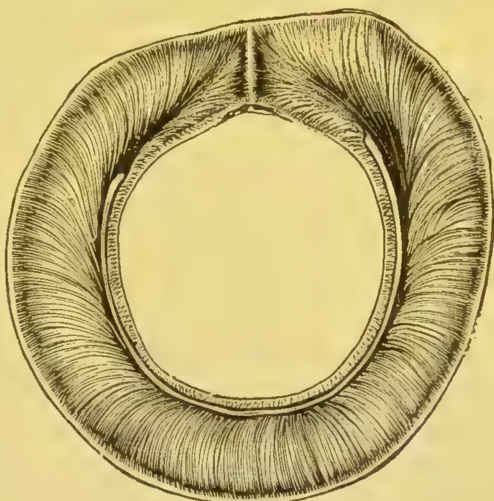


Fig. 543. — Coupe d'une dent de Vipère.

Les *Aglyphodontes* sont, à cet égard, les plus rapprochés des Sauriens et les moins spécialisés. Ils possèdent, à la mâchoire supérieure, deux rangées de dents : l'une, externe, sur les maxillaires, pouvant aussi s'étendre sur les prémaxillaires; l'autre interne, sur les ptérygoïdiens et les palatins. Toutes ces dents sont coniques et pointues, sans canal intérieur et sans sillon. Les *Typhlopidés* s'y rattachent directement, mais n'ont qu'un petit nombre de dents localisées soit sur les maxillaires seuls (*Typhlops*), soit sur les dentaires (*Stenostoma*).

Les *Opisthoglyphes* ne diffèrent pas des Aglyphodontes au point de vue de la disposition des dents; mais les dents antérieures sont beaucoup plus développées et creusées à la partie postérieure d'un léger sillon.

Les Serpents venimeux sont autrement spécialisés. La rangée interne (palato ptérygoïdienne) est seule conservée complètement. La rangée externe se réduit, au contraire, à un petit nombre de dents localisées à la partie antérieure des maxillaires. La disposition de ces dernières permet de distinguer deux groupes. Dans les *Protéroglyphes*, existent sur chaque maxillaire deux crochets, ou un petit nombre, creusés à leur partie antérieure d'un profond sillon, où passe le venin destiné à être introduit par la dent dans la morsure, afin de tuer la proie. Ces crochets peuvent être suivis d'un petit nombre de dents coniques et pleines, inoffensives. Ces dents postérieures disparaissent chez les Protéroglyphes les plus différenciés (*Elaps*, *Dinophis*). Elles n'existent plus jamais chez les *Solénoglyphes*, les plus spécialisés des Serpents venimeux (fig. 594). Les maxillaires, très réduits, ne portent chacun qu'un crochet à poison, creusé de part en part d'un canal commençant vers la base à la face antérieure, et se terminant non loin de la pointe sur la même face. Le développement montre que ces crochets dérivent d'une dent cannelée protéroglyphe, où les deux bords de la gouttière se sont

affrontés (fig. 543). Ces dents venimeuses sont devenues d'une telle longueur, qu'un mécanisme spécial, dont la disposition a été déjà indiquée (page 905), est nécessaire pour que l'animal ne se blesse pas lui-même. En arrière des crochets, se voient un petit nombre de dents de réserve, non encore soudées au maxillaire, mais creusées aussi d'un canal, et de grandeur décroissante en arrière. Elles sont destinées à remplacer les crochets quand ceux-ci viennent à être brisés.

Dents des Crocodiliens. — Sous le rapport de la dentition, comme pour la plus grande partie de leurs caractères anatomiques, les *Crocodiliens* s'élèvent au-dessus des autres Reptiles. Leurs dents, localisées sur les bords des deux mâchoires, sont implantées dans des alvéoles et soumises au remplacement vertical, sans que ce remplacement montre d'ailleurs un processus régulier. Le nombre des dents lui-même se régularise sensiblement, et on peut, dès à présent, indiquer des formules dentaires utilisables en systématique. Ex. : *Gavialis gangeticus* : $\frac{28\text{-}29}{25\text{-}26}$. Comme l'indiquent ces formules, les dents des Crocodiliens ont toutes la même forme, en cône très aigu. Quelques-unes cependant prennent un plus grand développement; notamment, chez les Crocodiles, la quatrième dent de la mâchoire inférieure, si développée qu'elle fait saillie au-dessus de la mâchoire supérieure, qui la laisse passer par une échancrure de son bord latéral; et la première dent de la même mâchoire, qui s'enfonce dans un trou perçant de part en part la mâchoire supérieure.

Les *Chéloniens* n'ont pas de dents; leurs mâchoires sont revêtues d'un bec corné analogue à celui des Oiseaux.

Les Oiseaux sont, à l'époque actuelle, tout à fait dépourvus de dents, et leurs mandibules sont revêtues d'une couche cornée, de structure analogue aux ongles, et constituant le *bec*. Mais c'est là un phénomène d'adaptation, et les Oiseaux dérivent très certainement d'animaux pourvus de véritables dents.

Geoffroy Saint-Hilaire avait cru découvrir, dans la mâchoire des embryons de Perroquets, des germes dentaires en voie de développement, et avait indiqué l'existence possible d'Oiseaux pourvus de dents. Nous avons vu que ce n'étaient pas, en réalité, de véritables dents, mais de simples productions épidermiques, des odontoïdes cornés, comparables aux papilles qui couvrent le bord du bec du Canard. Néanmoins, cette prévision du savant français se réalisa, et, soixante ans plus tard, Marsh découvrait, dans le Crétacé des Montagnes Rocheuses, les restes de véritables Oiseaux pourvus de dents ankylosées dans un sillon des maxillaires (*Hesperornis*), ou même implantées dans des alvéoles (*Ichthyornis*), et soumises au remplacement comme les dents des Crocodiles. Ces dents étaient recouvertes d'émail, comme celles de l'*Archæopteryx*, et il n'est plus douteux que les ancêtres des Oiseaux actuels étaient pourvus tous de dents réelles et bien développées.

Dentition des Mammifères. — La dentition des Mammifères a

une importance extrême au point de vue de l'anatomie comparée et de la division du groupe en ordres. Cette division est en effet basée sur les adaptations diverses dues à la variation de régime. Il est naturel que l'influence du régime s'exerce tout d'abord le plus complètement sur la dentition. Mais il nous faut d'abord indiquer les traits généraux que présente la dentition des Mammifères typiques.

Les Mammifères ont, sur chacune des mâchoires, une rangée de dents occupant le bord extrême de celles-ci et logées dans des alvéoles creusées dans une crête commune.

Les ancêtres des Mammifères avaient vraisemblablement des dents non soumises au remplacement. Ce caractère est conservé dans un certain nombre de types, réunis sous le nom de *Monophyodontes*, dont nous étudierons la dentition en second lieu. Le plus grand nombre des Mammifères actuels ont une dentition de lait précédant une dentition définitive. Ce sont des *Diphyodontes*.

En général, la dentition de lait est en usage pendant une assez longue période dans les premiers temps de la vie. Dans certains types cependant, le remplacement s'effectue très peu de temps après la naissance, et précède même parfois celle-ci (*Insectivores*, *Cheiroptères*) ; elle n'a donc aucune fonction. Chez les *Sirénides*, elle est tout à fait rudimentaire. Ce sont des *Pseudo-monophyodontes*.

Le second caractère capital de la dentition des Mammifères réside dans la diversité des dents qui la composent.

Il existe typiquement à chaque mâchoire trois sortes de dents (fig. 544 A) :

1° Les *incisives*, généralement tranchantes, et définies surtout par la situation des incisives supérieures sur les prémaxillaires;

2° Les *canines*, une de chaque côté et à chaque mâchoire, généralement coniques et aiguës, et destinées à déchirer. C'est la première des dents attachées aux maxillaires ;

3° Les *molaires*, placées en arrière de la canine ; elles ont une couronne plus large que les précédentes, surtout les postérieures, et sont, chez les herbivores, aplaties comme des meules. Elles peuvent s'attacher aux maxillaires par deux ou trois racines, fait qui, à part quelques *Sélaciens* fossiles, ne se rencontre exclusivement que chez les Mammifères. Parmi les molaires, les plus antérieures sont soumises à un renouvellement; les postérieures n'apparaissent que dans la dentition définitive. De là la distinction des *prémolaires* et des *vraies molaires*.

Remarquons que, des quatre types de dents que nous venons d'énumérer, il en est un qui n'est qu'imparfaitement défini. La canine n'est, en effet,

déterminée que par sa forme et sa position relative. Il est des cas où on éprouve un grand embarras à décider si on a affaire à une canine ou à une prémolaire. On est d'ailleurs généralement d'accord pour admettre que la canine n'est, en somme, que la première prémolaire dont la forme est en rapport avec la fonction.

Il est intéressant de noter ici qu'une semblable différenciation se remarque dans la dentition des Reptiles permiens et triasiques, réunis sous le nom de *Thériodontes* (= *Pélycosauriens*). Leurs dents, implantées dans des alvéoles, mais non soumises au remplacement, se divisaient aussi en incisives, canines

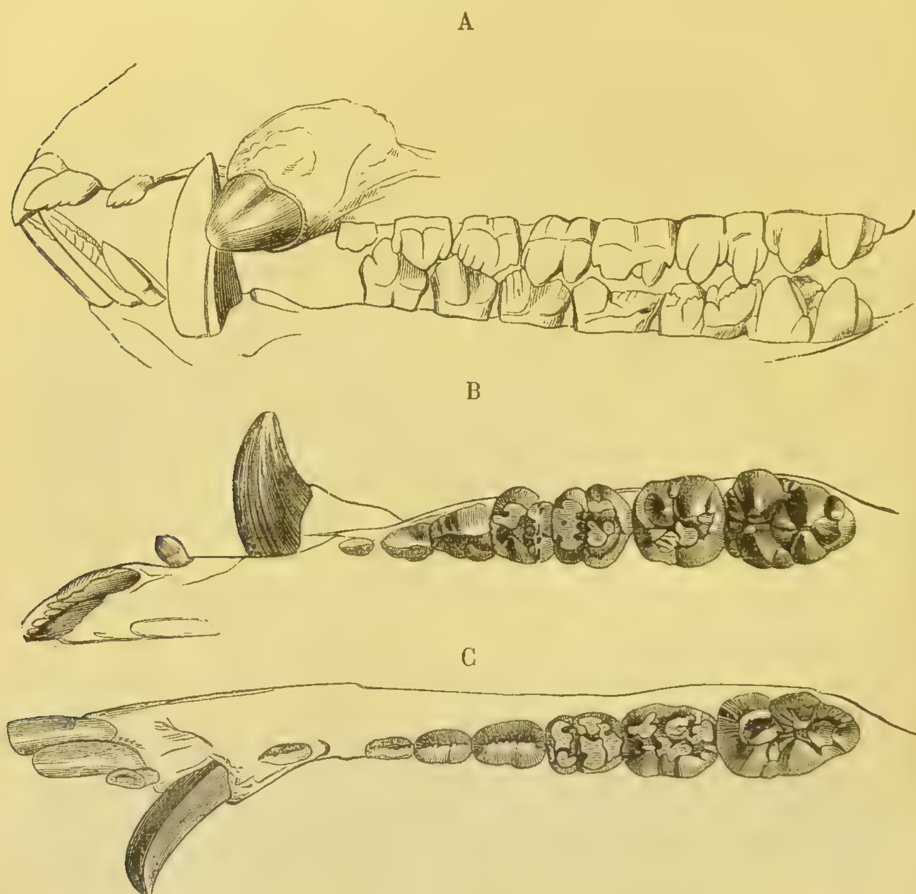


Fig. 544. — A. Mâchoires du Porc, vues de profil. — B. Mâchoire supérieure. — C. Mâchoire inférieure vue par la surface de frottement (Fréd. Cuvier).

et molaires. Toutefois, il est douteux que ce groupe représente les ancêtres réels des Mammifères; il semble plus croyable que nous sommes en présence d'un phénomène de convergence; il nous indique simplement le processus par lequel une dentition homodonte peut se différencier et devenir hétérodonte. Comme toujours, nous trouvons des données sur le mode d'évolution plutôt que sur la phylogénie réelle.

Étant donnée l'importance systématique de la dentition des Mammifères, il était important de pouvoir représenter rapidement celle-ci dans les diagnoses, et on a adopté des formules dentaires indiquant le nombre des dents de chaque espèce. Une dentition

est représentée par une somme de quatre fractions se rapportant respectivement aux incisives, aux canines, aux prémolaires et aux molaires de la moitié de chaque mâchoire, — l'autre s'en déduisant par symétrie —. Dans chaque fraction, le numérateur exprime le nombre des dents de la mâchoire supérieure, le dénominateur celui des dents de la mâchoire inférieure.

La formule typique et primitive de la dentition des Mammifères comprend de chaque côté et à chaque mâchoire : 3 incisives, 1 canine, 4 prémolaires et 3 ou 4 molaires (1), ce qui revient à la formule :

$$\frac{3}{3}+\frac{1}{1}+\frac{4}{4}+\frac{3(4?)}{3(4?)}$$

Presque tous les Mammifères éocènes ont cette formule dentaire, et toutes les autres dentitions peuvent s'en déduire par réduction dans le nombre des dents. Ce nombre de 44 dents est donc — sauf de rares exceptions — un maximum, et les modifications ultérieures consistent seulement dans l'avortement d'un certain nombre de ces organes. On constate, dans les divers groupes, les stades de cette régression s'accentuant à mesure qu'on s'adresse à des types plus récents et plus spécialisés.

Cette régression même est soumise à une règle simple, qui ne souffre que de très rares exceptions : *Les incisives tendent à disparaître d'autant plus qu'elles sont plus éloignées du milieu de la mâchoire; les molaires d'autant plus qu'elles sont plus loin du point de contact entre les prémolaires et les vraies molaires* (2).

Le plus souvent, les dents, après avoir acquis un certain développement, cessent de s'accroître. Leurs racines se ferment à leur extrémité, et ne laissent qu'un étroit canal, par où la pulpe communique avec le reste de l'organisme et reçoit les nerfs et les vaisseaux.

Toutefois certaines dents qui ont à supporter une usure continue ou qui sont appelées à s'allonger pour constituer des défenses (incisives et canines), ne ferment pas leurs racines; celles-ci restent constamment ouvertes, et la dent ne cesse pas de s'accroître ; ce sont des *dents à croissance continue*.

Différenciation des dents. — Primitivement, les dents des Mammifères devaient être, comme chez la plupart des Reptiles, semblables les unes aux autres, et tout fait supposer que cette dentition *isodonte* était formée de dents coniques et pointues, non masticatrices, mais simplement préhensiles. La *canine* dérive directement de ce type primitif; elle a gardé la forme première, et sa seule modification consiste dans un développement plus grand,

(1) Le type des Mammifères placentaires possède $\frac{3}{3}$ molaires, mais le type des Marsupiaux comprend $\frac{4}{4}$, de là l'incertitude indiquée par la formule.

(2) C'est pour cette raison que quelques zoologistes numérotent les dents à partir de ce point, et comptent par suite les grosses molaires d'avant en arrière, les prémolaires d'arrière en avant.

en rapport avec ses fonctions nouvelles. Les *incisives* n'ont pas eu non plus une grande transformation à subir; elles se sont comprimées et aplaties : la pointe primitive a été remplacée par une arête tranchante. Les modifications sont autrement importantes pour les *molaires*. Celles-ci ont, en effet, le rôle capital de la mastication. De là d'importantes transformations dont nous devons esquisser le processus dans ses grands traits.

MODIFICATIONS PROGRESSIVES DES DENTS DES MAMMIFÈRES (Döderlein). — Partant de la forme primitive conique et aiguë, toutes les modifications se ramènent, en définitive, à la production de pointes ou de tubercules accessoires à côté de la pointe primitive, de façon que la couronne de la dent s'élargit et se complique de plus en plus. L'apparition des tubercules est d'ailleurs soumise à des règles assez constantes.

Le processus de ce développement nous est révélé par le fait qu'aux deux mâchoires les dents se compliquent d'autant plus qu'elles sont placées plus en arrière; il se forme ainsi une série continue de complication croissante de la canine à la dernière molaire.

Examinons d'abord les divers stades du développement des molaires inférieures (fig. 545, A-E).

1° Apparition, en avant comme en arrière du tubercule principal (*2*), d'un nouveau tubercule plus petit (*1*,*3*) (*dents tricuspides* des Carnivores) (A);

2° Le tubercule antérieur atteint la hauteur du tubercule principal, lequel s'est divisé en deux pointes (*2*,*2*)', disposées sur une ligne transversale (*dents trigonodontes*); le tubercule postérieur reste bas, mais se développe en surface, et constitue le *talon* (*3*). C'est le type présenté par la plupart des Mammifères primitifs, et réalisé encore chez nombre de Carnassiers (B,C). On peut le représenter schématiquement ainsi :

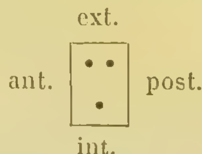


3° Le tubercule antérieur se réduit; par contre le talon s'est élevé et divisé en deux pointes comme le tubercule primaire, d'où la formation de quatre tubercules égaux disposés en carré (*dents tétragonodontes*). C'est le type propre aux omnivores et aux herbivores (D);

4° Il se forme des lobes nouveaux en arrière du talon. Ces lobes sont très généralement bicuspides. Le cas où un seul de ces lobes supplémentaires se développe est fréquent dans les molaires postérieures d'Herbivores (fig. 546, C). Les dents des Rongeurs et des Proboscidiens ont, au contraire, un grand nombre de lobes supplémentaires.

En résumé, la marche typique du développement des molaires inférieures consiste dans la production de tubercules nouveaux en avant, mais surtout en arrière, d'où *allongement* des dents.

Au contraire, le trait caractéristique du développement des molaires supérieures est la prédominance de l'*élargissement* transversal de la dent. En partant toujours de la dent conique (canine), le premier tubercule nouveau qui apparaisse est à l'intérieur, très nettement distinct, de sorte que la dent devient transversale (F); quand un troisième tubercule apparaît en arrière du tubercule primitif, on a encore une *dent trigonodonte* (A), mais de type notablement différent d'une trigonodonte inférieure, et qu'on peut représenter par le schéma suivant :



On conçoit que, dans une rangée de dents ainsi construites, le côté interne présente des vides en forme de V; c'est dans ces vides que pénètre la partie

haute de la dent inférieure, dont le talon seul porte contre la dent supérieure (Carnassiers).

Chez les Herbivores, apparaît un quatrième tubercule en arrière du tuber-

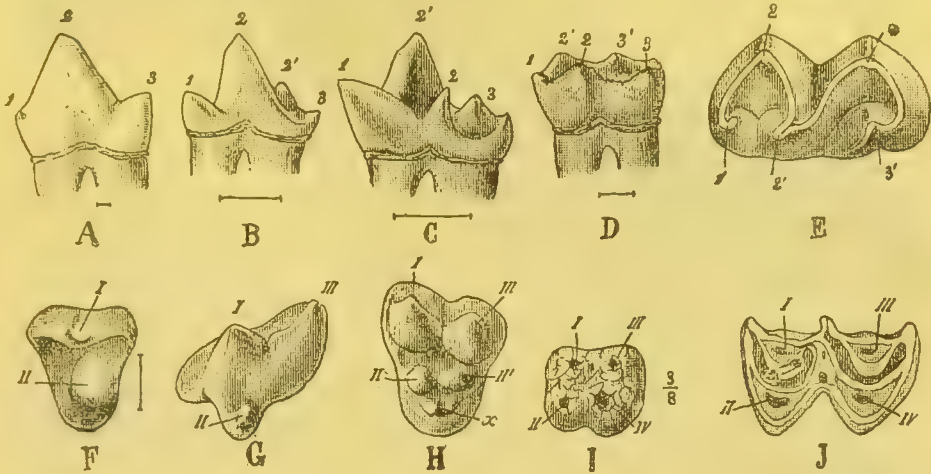


Fig. 545. — Morphologie des molaires des Mammifères [les dents de la rangée supérieure, vues par leur côté interne, appartiennent à des mâchoires inférieures; celles de la rangée inférieure à des mâchoires supérieures] : A, deuxième prémolaire de *Talpa europæa;* B, dernière prémolaire de *Viverra;* C, première molaire (carnassière) de *Viverra;* D, troisième molaire de *Cebus albifrons ;* E, molaire d'*Anoplotherium commune ;* F, quatrième prémolaire de *Lemur macaco;* G, quatrième prémolaire (carnassière) de *Canis familiaris;* H, première molaire du même; I, deuxième molaire de *Porc;* J, première molaire d'*Ovis aries.*

cule interne ; la dent devient *tétragonodonte* (I), mais sa largeur plus considérable la distingue toujours de la dent inférieure; chez cette dernière, les

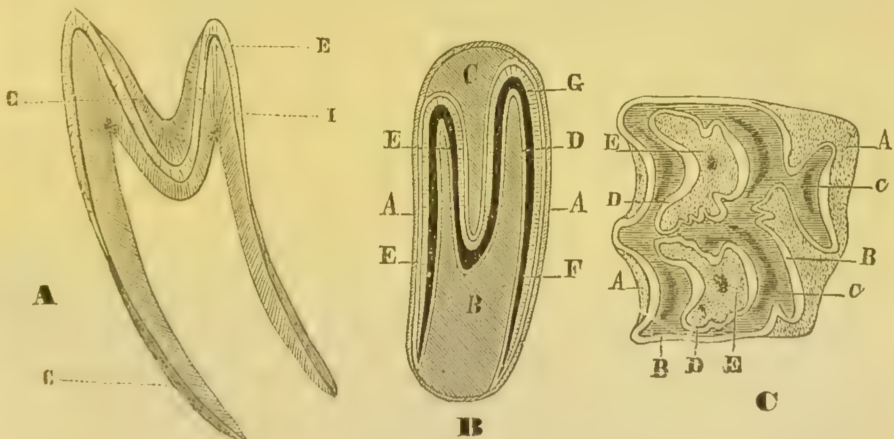


Fig. 546. — A. Coupe d'une incisive de Cheval (dent hypselodonte). — B. Coupe schématique d'une dent prismatique, encore enfermée dans le sac dentaire : *A*, sac dentaire; *B*, pulpe; *C*, cément; *D*, couche des odontoblastes; *E*, sac adamantin; *F*, ivoire; *G*, émail. — C. Coupe transversale d'une molaire de Cheval : *A*, cément extérieur; *B*, émail; *C*, ivoire; *D*, émail interne limitant les vallées; *E*, cément comblant les vallées.

deux cuspides de même rang transversal sont très rapprochées, et ne sont que les deux pointes d'un tubercule bifide; elles sont, au contraire, indépendantes dans la molaire supérieure.

Modifications dans la forme des tubercules. — Les tubercules, une fois constitués, peuvent se modifier dans leur forme et surtout dans leurs rapports réciproques; plusieurs types sont à distinguer à cet égard :

1° Dans la forme primitive, les tubercules restent distincts; ils ont une forme arrondie et peuvent, d'ailleurs, être terminés en une pointe aiguë ou en une tête mousse. C'est le type *bunodonte* (fig. 545, D, I);

2° Chez les Carnivores, les tubercules sont aplatis latéralement, et les deux crêtes longitudinales ainsi formées se terminent par une arête tranchante, se continuant à la base avec les arêtes des tubercules voisins. C'est le type *secodonte* (fig. 545, A,B,C,G);

3° Enfin, dans le type *lophodonte* (fig. 545, E), spécial aux omnivores et aux herbivores, les tubercules s'émoussent et s'abaissent en s'élargissant; de plus, suivant certaines lignes, se développent des crêtes droites ou recourbées en forme d'arcs, qui relient entre eux les tubercules; le sommet de ceux-ci s'efface de la sorte plus ou moins. La disposition des crêtes est d'ailleurs sensiblement perpendiculaire au sens de la mastication; chez les Rongeurs et les Proboscidiens, où la mâchoire se meut d'avant en arrière, les crêtes sont transversales; chez les Ruminants, où dominent les mouvements de latéralité, elles sont plutôt longitudinales; dans ce groupe, elles affectent la forme de croissant, qui a fait donner à cette variété le nom de *dent sélénodonte* (fig. 545, J).

Modifications dans l'allongement des dents. — Un dernier ordre de modifications porte principalement sur l'accroissement en longueur de la dent. Dans le type primitif, la racine de la dent se ferme de bonne heure, comme nous l'avons dit, à l'exception d'un fin canal, où passent les vaisseaux et les nerfs de la pulpe. Dès ce moment, la dent cesse de s'accroître; c'est le type *brachyodonte*, caractérisé par la faible hauteur de la couronne, l'épaisseur du revêtement d'émail qui la recouvre, et la localisation du cément sur la racine de la dent. Chez les Herbivores, la racine tend à se fermer de plus en plus tard, et la dent s'allonge en conséquence. En même temps, on voit la couche d'émail de la couronne s'amincir, les vallées qui séparent les tubercules s'approfondissent et se remplissent de cément. La dent appartient au type *hypselodonte* (fig. 546, A). A la limite, on arrive aux dents *prismatiques* dépourvues de racines distinctes, en forme de prismes élevés, dont les vallées occupent toute la profondeur de la dent et sont entièrement comblées par du cément (fig. 546, B).

Soumises à un frottement continuel, les dents arrivent parfois à s'user, le sommet des tubercules disparaît, la couche d'émail qui les recouvre est enlevée tout entière; l'ivoire sous-jacent fait son apparition sur la couronne de la dent, sous la forme d'îlots correspondant aux tubercules et entourés de rubans d'émail. Cette usure est peu nette sur les dents brachyodontes, à cause de l'épaisseur de l'émail. Dans ces dents et dans les dents peu hypselodontes, où les tubercules sont courts, la configuration des îlots d'ivoire varie avec les progrès de l'usure, ils s'agrandissent et s'unissent peu à peu.

Dans les dents hypselodontes, l'usure est plus rapide, et, de bonne heure, la couronne est constituée par une surface plane, sans tubercules, où se voient (fig. 546, C) : 1° des îlots d'ivoire (*C*) correspondant aux tubercules; 2° des rubans d'émail (*B*) entourant ces îlots; 3° des zones de cément (*E*) correspondant aux vallées. Dans les dents prismatiques, on comprend facilement que la configuration des parties qui forment la couronne reste constante et ne varie pas avec les progrès de l'usure.

Il nous reste maintenant à passer en revue les caractères spéciaux à la dentition des divers ordres de Mammifères.

1° *Insectivores.* — La dentition des Insectivores compte parmi les moins spécialisées; les incisives sont en général écartées les unes des autres, les canines de grandeur ordinaire, les molaires

à peu près semblables entre elles, sauf les premières qui n'ont souvent qu'une pointe bien développée. Ces molaires, dont le nombre est assez variable, sont tantôt trigonodontes (*Sorex*, *Talpa*) tantôt tétragonodontes (*Erinaceus*). Leurs tubercules sont pointus et saillants, pour briser les carapaces chitineuses (fig. 547). La dentition de lait est résorbée en général avant la naissance.

Les *Chéiroptères* présentent une dentition tout à fait semblable; ce sont des Insectivores adaptés au vol.

2° *Carnivores.* — Les Carnivores sont autrement différenciés; la souche dont ils tirent leur origine, les *Créodontes*, présente une formule complète : $\frac{3}{3}+\frac{1}{1}+\frac{4}{4}+\frac{3}{3}$, à dents peu spécialisées. Mais les incisives forment déjà par leur ensemble une arête tranchante continue; les canines sont notablement allongées; les prémolaires sont déjà sécodontes, mais non les molaires, qui sont tuberculeuses. Ces caractères vont s'accentuer chez les divers types de Carnivores, et on peut suivre de la façon la plus parfaite la filiation des divers types, que l'étude de la dentition met en pleine lumière (fig. 548).

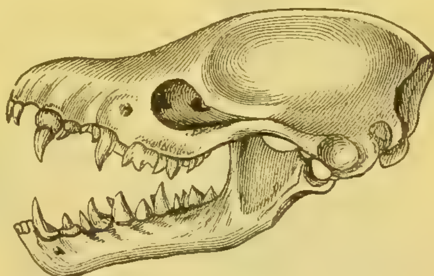


Fig. 547. — Dentition de Taupe.

Celle-ci présente quelques caractères généraux :

1° Les incisives sont petites et peu développées; car leur rôle est rempli par les prémolaires.

2° La canine est par contre énorme et constitue un *croc* d'une grande puissance.

3° Les prémolaires sont sécodontes, tandis que les molaires vraies restent tuberculeuses (bunodontes). Suivant que le régime carnassier s'accentuera ou s'alténuera, la prédominance sera acquise aux prémolaires ou aux molaires.

4° Parmi les molaires, la quatrième prémolaire supérieure et la première molaire inférieure présentent un développement particulier : ce sont les *carnassières*. Ces dents réalisent la forme typique des trigonodontes supérieure et inférieure : l'inférieure avec un talon postérieur plus ou moins développé, la supérieure avec un fort tubercule interne; tous les tubercules sont d'ailleurs fortement modifiés dans le sens sécodonte.

Trois des sept familles des Carnivores peuvent être considérées comme plus primitives. Ce sont les *Canidés*, les *Viverridés* et les *Mustélidés*. Elles apparaissent dans l'oligocène, et dérivent directement des Créodontes. Les premières formes qu'elles présentent se distinguent à peine les unes des

autres; ce n'est que plus tard que les trois familles se mettent à diverger. Le nombre des molaires est encore peu différent du nombre primitif, surtout pour les Canidés, dont la formule est $\frac{3}{3}+\frac{1}{1}+\frac{4}{4}+\frac{2\text{-}3}{2(3)}$. Le nombre des vraies molaires se réduit à $\frac{2}{2}$ chez les *Viverridés*, à $\frac{1(2)}{2(3)}$ chez les *Mustélidés*. Cette réduction mise à part, ce serait chez les Viverridés qu'il faudrait rechercher le type Carnivore le moins spécialisé.

Les Canidés ont donné naissance aux *Ursidés*, où le caractère carnassier s'atténue notablement; cette régression a une répercussion sur la dentition. Les prémolaires, les sécodontes ordinaires, se réduisent, deviennent rudimentaires, et souvent même manquent entièrement chez l'adulte (*Ursus spelæus*). Par contre, les grosses molaires, les dents tuberculeuses, prennent un énorme développement, tous leurs tubercules deviennent égaux, larges et

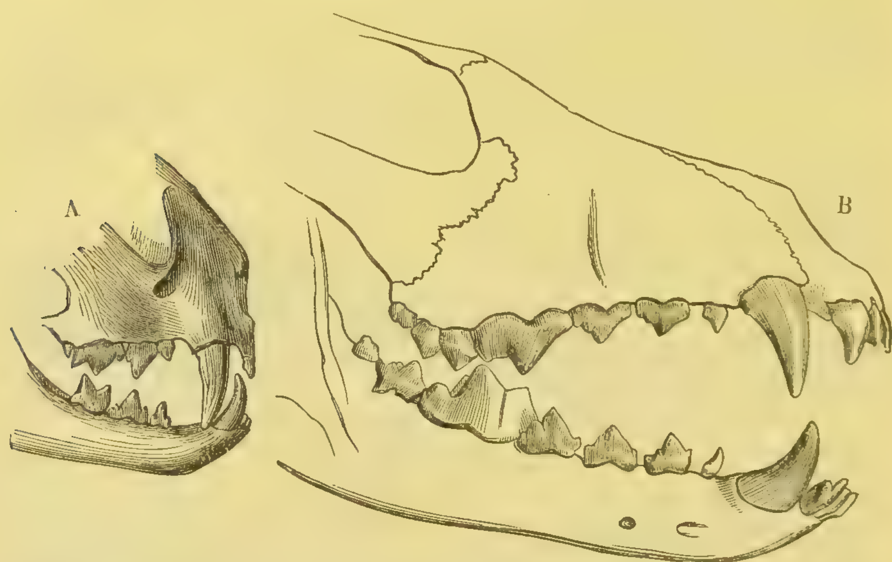


Fig. 548. — Dentition des Carnivores. — A. *Felius domestics*; B. *Canis familiaris*.

bas; de plus, ils se compliquent de plis accessoires, qui masquent parfois le plan primitif simple de la dent. La formule dentaire est $\frac{3}{3}+\frac{1}{1}+\frac{(4)}{(4)}+\frac{2}{3}$.

Au contraire, les *Hyénidés* et les *Félidés* se spécialisent dans le sens le plus carnassier. Le développement des molaires est, par suite, de sens inverse à celui des Ursidés; les vraies molaires ou tuberculeuses entrent en régression, pendant que les prémolaires prennent la prédominance. D'où les formules de l'Hyène : $\frac{3}{3}+\frac{1}{1}+\frac{4}{3\text{-}4}+\frac{1}{0\text{-}1}$, et des Chats : $\frac{3}{3}+\frac{1}{1}+\frac{2\text{-}4}{1\text{-}4}+\frac{0\text{-}1}{0\text{-}1}$.

On voit ainsi le nombre des dents se réduire, — d'après la règle énoncée plus haut, — dans les espèces les plus carnivores. Cette régression est en rapport avec un raccourcissement de la mâchoire inférieure, c'est-à-dire avec une réduction du bras de levier de la résistance (poids du maxillaire inférieur). Cette condition est donc favorable à la puissance, c'est-à-dire à l'action des muscles.

Les deux carnassières présentent aussi, dans les diverses familles des Carnivores, des caractères différents en rapport avec la spécialisation dans un sens plus ou moins carnivore. Ces modifications sont surtout importantes pour la carnassière inférieure. Tandis qu'elle est du type trigonodonte le plus pur chez les trois familles primitives, avec un talon bas, et séparé du reste de la dent par une fosse profonde (fig. 545, C), on voit, chez les Ursidés,

ce talon se développer en un lobe volumineux, de même hauteur que ceux qui dérivent des tubercules antérieurs, et on obtient une dent très allongée, couverte dans toute son étendue de tubercules fortement plissés.

Au contraire, chez les Félidés, où s'exalte le caractère carnassier, le talon, qui représente pour ainsi dire la portion tuberculeuse de la dent, disparaît entièrement, et il ne reste plus que les trois tubercules antérieurs, qui s'aiguisent en pointes acérées et tranchantes.

Les *Pinnipèdes* ont une dentition de Carnivore, mais très simplifiée ; les molaires, plus ou moins comprimées, sont toutes semblables, coniques, souvent sans tubercules secondaires, et alors réduites à la pointe primitive.

3° *Lémuriens et Primates.* — Les Primates et les Lémuriens ont une dentition d'omnivore. Les dents rapprochées l'une de l'autre forment une série presque continue, parfois sans aucun vide (Homme). La couronne des molaires est basse, trigonodonte en général chez les Lémuriens, tétragonodonte chez les Primates, à tubercules mousses et recouverts d'une épaisse couche d'émail ; des crêtes peuvent les unir de diverses façons. Les canines sont très fréquemment prolongées en défense. Enfin les incisives sont généralement tranchantes, il y en a rarement plus de 4 à chaque mâchoire.

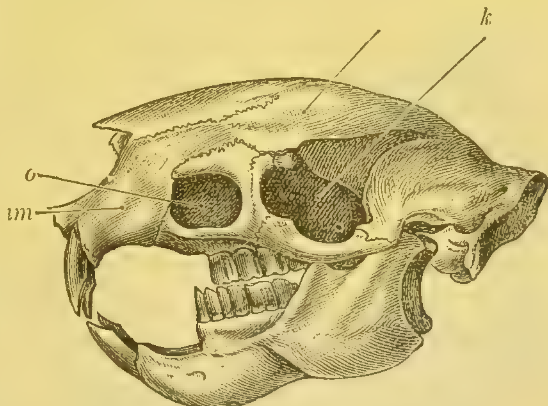


Fig. 549. — Dentition de Rongeur (*Erinaceus europæus*).

Le *Cheiromys* de Madagascar constitue parmi les Lémuriens une remarquable exception ; il joue dans l'île le rôle des Rongeurs, et sa formule dentaire réduite $\frac{1}{1}+\frac{0}{0}+\frac{1}{0}+\frac{3}{3}$, comme la forme des incisives, se rapproche de ce que nous allons trouver dans cet ordre.

4° *Rongeurs* (fig. 549). — Leur formule dentaire est en effet $\frac{1}{1}+\frac{0}{0}+\frac{p}{p'}+\frac{m}{m'}$, les quatre derniers nombres restant toujours inférieurs à trois.

Le caractère le plus typique, avec l'absence des canines, est la structure des incisives, à croissance continue, dépourvues de racines, prismatiques, et revêtues d'émail seulement sur la face antérieure. Elles sont recourbées en arc de cercle, et l'usure produit à leur extrémité une facette plane oblique, dont l'arête antérieure,

revêtue d'émail et par suite plus dure, forme un biseau tranchant. Le nombre des incisives est le plus souvent de 4 en tout; cependant chez les *Léporidés*, deux autres incisives plus petites sont implantées dans la mâchoire supérieure en arrière des deux incisives normales.

Un long espace vide sépare les incisives des molaires, qui sont spécialisées à des degrés divers.

Les molaires des *Sciuridés* (*Sciurus*, *Arctomys*) ont des racines longues et bien nettes; leur couronne est basse, couverte d'une épaisse couche d'émail, et présente des tubercules très nets, unis par des crêtes transversales, c'est-à-dire perpendiculaires au sens du mouvement.

Dans les types plus spécialisés, la racine devient de moins en moins distincte, et on peut suivre tous les passages entre les dents brachyodontes et les dents prismatiques des Rongeurs les plus caractérisés. Chez ces derniers, la couronne est remplacée par une surface d'usure, dont la forme est caractéristique : les tubercules de la dent se multiplient en effet à sa partie postérieure, en se disposant suivant deux rangées longitudinales. Sur la surface d'usure des dents prismatiques, à chaque tubercule correspond un triangle à sommet externe, et la dent semble formée par la fusion d'autant de prismes triangulaires, dont les arêtes externes hérissent le contour de la dent de lignes longitudinales et saillantes.

5° *Ongulés*. — Les Ongulés les plus spécialisés sont essentiellement herbivores, et, si on ne s'adresse qu'à des types différenciés (*Equus*), on pourrait donner de leur dentition une description des plus caractéristiques : 1° prédominance des molaires; les incisives et les canines peuvent manquer à moins d'être transformées en défenses; 2° élargissement considérable de la surface masticatrice, par addition de tubercules supplémentaires : la dent est devenue trétragonodonte, et parfois même des cuspides intermédiaires viennent se joindre aux quatre tubercules principaux ; 3° les prémolaires deviennent semblables aux vraies molaires, pour augmenter encore la surface masticatrice totale; 4° les tubercules sont unis entre eux par des crêtes, qui s'élèvent au même niveau que les sommets des cuspides; 5° les dents sont *prismatiques*, à accroissement continu, et présentent une surface d'usure plane, rehaussée de rubans d'émail (fig. 546, C).

Mais l'anatomie comparée des formes vivantes et fossiles nous permet d'étudier la phylogénie de cette forme spécialisée, et de reconnaître la filiation par laquelle elle dérive de la dentition indifférente primitive. Celle-ci est représentée, dans sa forme pres-

que typique, chez les Condylarthes (*Périptychidés*), qui possèdent la formule primitive $\frac{3}{3}+\frac{1}{1}+\frac{4}{4}+\frac{3}{3}$; les molaires sont trigonodontes, avec des tubercules bien distincts; les prémolaires sont, sauf la dernière, de simples dents coniques. Cette disposition primitive se rencontre aussi dans les formes ancestrales des deux grands groupes d'Ongulés : les Périssodactyles (*Hyracotherium*) et les Artiodactyles (*Xiphodon*, *Anoplotherium*, etc.).

Suivons d'abord la série des *Artiodactyles;* les molaires, encore trigonodontes chez les plus anciens (*Pantolestes*), sont tétragonodontes partout ailleurs. Deux séries sont à distinguer : l'une, dérivée des *Anthracothériidés* (*Cebochœrus*), renferme des animaux omnivores, les *Suidés* et les *Hippopotames.* Ils conservent le type bunodonte primitif, mais les quatre tubercules se compliquent en



Fig. 550. — Dentition du Bœuf : *a*, mâchoire inférieure, vue par la surface de frottement; *b*, mâchoire supérieure vue de même.

général de replis, qui masquent souvent la structure de la dent (*Sus*). La formule dentaire se modifie peu ; le Porc a même la formule primitive (fig. 510 et 544). Les canines sont en général très développées, notamment dans le *Phacochœrus* et le *Porcus Babyrussa*, où elles sont relevées vers le haut, au point de percer la lèvre supérieure et de se développer au-dessus du museau, pour venir protéger les yeux.

Tout autre est la seconde série, celle des *Ruminants*, essentiellement herbivores. Ils sont nettement caractérisés par leurs molaires à *quatre tubercules en forme de croissant* (fig. 545, J).

Chez les moins spécialisés, ces molaires sont bunodontes et brachyodontes (*Tragulidés*, *Hyæmoschus*)*;* elles deviennent hypsélodontes chez les Cerfs et les Girafes, et sont tout à fait prismatiques chez les Bovidés. Dans les groupes bien spécialisés, la couronne est remplacée par une surface d'usure, nettement caractérisée par des rubans d'émail en croissants plus ou moins confluents. Ces croissants tournent leur concavité en dedans

pour la mâchoire inférieure, en dehors pour la supérieure. Les prémolaires sont semblables aux molaires, d'autant plus que l'on s'adresse à des types plus spécialisés. Les autres dents sont plus ou moins réduites. Les incisives supérieures manquent partout, sauf chez les Chameaux. Les canines manquent toujours en haut; à la mâchoire inférieure, elles prennent la forme des incisives et viennent s'ajouter à la série formée par celles-ci; les deux canines existent cependant chez les *Camélidés*, les *Tragulidés* et les *Moschidés*, et, dans ces dernières familles, la canine supérieure du mâle se développe en défense.

La formule dentaire générale des Ruminants est en résumé $\frac{0}{3}+\frac{0(1)}{1}+\frac{3}{3}+\frac{3}{3}$.

L'évolution des dents est très analogue chez les *Périssodactyles*, dont la dentition est cependant toujours complète et moins spécialisée que celle des Ruminants. Les *Tapirs* représentent le type de moindre différenciation; ce sont des omnivores à formule presque complète et caractérisés par leurs molaires à quatre cuspides réunies deux à deux en collines transversales. Les *Équidés* sont au contraire des herbivores caractérisés, avec toutes leurs dents absolument prismatiques. Les molaires ont leurs quatre tubercules primitifs réunis par des crêtes en forme de ꝏ, et il s'y ajoute au côté interne deux tubercules accessoires (fig. 546, C). Elles dérivent d'ailleurs de types brachyodontes (*Pachynolophus*, *Palæotherium*).

Les *Proboscidiens*, qui forment un groupe aberrant d'Ongulés, ont pour formes primitives les *Mastodontes*, dont les molaires brachyodontes ont la couronne rehaussée d'un nombre assez grand de tubercules, parfois sans ordre bien net (*M. angustidens*), généralement disposés en rangées transversales et unis en crêtes parallèles. Si on transforme ces dents brachyodontes en dents prismatiques ou très fortement hypsélodontes, par approfondissement des vallées, et production de cément à leur intérieur, on arrive aux dents des Éléphants, dont la couronne est remplacée par une surface d'usure, rehaussée de rubans d'émail parallèles. A cette forme toute spéciale des molaires, viennent s'ajouter d'autres caractères, qui donnent à la dentition des Proboscidiens un type très particulier.

Ce qui frappe au premier abord ce sont les énormes défenses mplantées dans les prémaxillaires. Elles représentent deux incisives supérieures, les seules qui existent, et qui s'accroissent ndéfiniment pendant toute la vie de l'animal.

Les canines manquent complètement; quant aux molaires, ou-

tre leur constitution tout à fait spéciale, leur mode de remplacement est aussi absolument particulier; elles se remplacent en effet latéralement et d'arrière en avant. Lorsqu'une dent a rempli sa fonction, qu'elle est usée, elle se résorbe peu à peu et la dent suivante, se portant en avant, entre en fonction; la couronne fait un angle avec le maxillaire, aussi est-ce son angle antérieur qui entre le premier en fonction. 6 dents à chaque mâchoire peuvent successivement se remplacer de la sorte, si bien qu'on peut écrire de la façon suivante la formule dentaire de l'éléphant : $\frac{1}{0}+\frac{0}{0}+\frac{6}{6}$. Chaque molaire est plus considérable que la dent qui la précède; c'est ainsi que les 6 dents possèdent respectivement d'avant en arrière 4, 8, 12, 12, 16, 28 collines transversales.

6° *Marsupiaux.* — Nous avons à dessein laissé de côté l'ordre des *Marsupiaux*, qui, comme nous l'avons déjà vu, est à l'époque actuelle presque confiné en Australie, où ces animaux tiennent la place des autres Mammifères; ils se sont adaptés aux différents régimes auxquels les Placentaires sont soumis dans les autres régions, et leur dentition a subi des modifications analogues à celles que nous avons observées chez ces derniers.

Un premier groupe, formé de carnivores et d'insectivores, est caractérisé par de nombreuses incisives et des dents plus ou moins analogues à celles d'un Chien $\Big($*Dasyure* et *Thylacine* : $\frac{4}{3}+\frac{1}{1}+\frac{3}{3}+\frac{4}{4}$; *Myrmecobius* : $\frac{4}{3}+\frac{1}{1}+\frac{3}{3}+\frac{6}{6}$; *Didelphys* : $\frac{5}{4}+\frac{1}{1}+\frac{3}{3}+\frac{4}{4}\Big)$.

Un second groupe renferme les herbivores, ils n'ont que deux incisives inférieures et aucune canine $\Big($*Macropus*, *Phascolarctos*, *Phalangista* : $\frac{3}{1}+\frac{0}{0}+\frac{m}{n}\Big)$.

Enfin, par une série ininterrompue d'intermédiaires fossiles, on arrive à une dentition typique de Rongeurs, qui se trouve tout à fait nette chez les *Phascolomys* : $\left(\frac{1}{1}+\frac{0}{0}+\frac{1}{1}+\frac{4}{4}\right)$. Ces incisives sont à croissance continue et les molaires présentent de chaque côté un repli profond de l'émail qui partage la couronne en deux parties comme chez beaucoup de Rongeurs.

Ainsi un grand nombre de types sont représentés parmi les Marsupiaux, mais il est un caractère assez général dans cet ordre et qui le différencie nettement des Placentaires. La troisième

molaire (au sens large) est seule soumise au remplacement; on en conclut que les trois premières molaires seules sont des prémolaires; il existerait alors quatre grosses molaires, ce qui a fait donner aux Marsupiaux la formule dentaire typique suivante : $\frac{3}{3}+\frac{1}{1}+\frac{3}{3}+\frac{4}{4}$.

Dents des Monophyodontes. — Nous arrivons à l'étude d'un certain nombre d'ordres tout à fait à part, au point de vue de la dentition, du reste des Mammifères. Ce sont les *Édentés*, les *Sirénides* et les *Cétacés*. La dentition de lait a complètement disparu, et Owen les avait réunis sous le nom de Monophyodontes; mais la présence d'un rudiment de cette dentition chez quelques-uns d'entre eux (*Sirénides*, quelques *Édentés*) indique qu'il y a là un phénomène de régression et non un fait primitif. De plus, toutes les dents sont semblables. Les Monophyodontes sont donc aussi homodontes, et des molaires supplémentaires, apparaissant à la partie postérieure, augmentent parfois le nombre normal des dents.

Les *Edentés* sont toujours dépourvus de dents à la partie antérieure des mâchoires. Quelques-uns en sont tout à fait dépourvus (*Manis*, *Myrmecophaga*). Les autres ont toutes les dents semblables, sans émail, leur nombre varie de 4 à 10 à chaque mâchoire, mais le *Dasypus gigas* en a $\frac{24-26}{22-24}$.

Chez les *Cétacés*, les dents, quand elles existent, sont très nombreuses. Le Dauphin en possède environ 200. Mais ce nombre tend beaucoup à diminuer dans les autres genres. Chez l'*Hyperoodon*, il n'y en a que 2 apparentes à la mâchoire inférieure; les autres, au nombre de 12 ou 13, sont cachées dans les gencives. Chez le *Narval*, il n'en reste plus que 2 en tout, à la mâchoire supérieure, encore restent-elles rudimentaires et cachées, sauf la dent gauche du mâle qui prend un développement énorme, est cannelée en spirale et s'avance, absolument droite, dans la direction même du corps de l'animal.

Enfin les vraies Baleines n'ont de dents que pendant la vie fœtale; à l'état adulte, elles en sont tout à fait privées, et à leur place se développent deux séries de lames cornées suspendues à la mâchoire supérieure. Ce sont les *fanons*, dont nous avons déjà décrit la structure et l'origine (page 825).

Dentition des Monotrèmes. — Les *Monotrèmes* à l'état adulte sont dépourvus de dents, et leurs mâchoires sont revêtues d'un bec corné, qui a amené jadis les zoologistes à admettre d'intimes rapports avec les Oiseaux.

En outre du bec corné, chaque mâchoire porte en arrière deux

paires de plaques également cornées remplaçant les dents. Cette disposition est secondairement acquise. Récemment, en effet, Poulton a découvert, chez le jeune Ornithorhynque, de vraies dents de Mammifères (1). Il y en a trois de chaque côté et à chaque mâchoire; mais la dernière inférieure est réduite et la première est rudimentaire à la mâchoire supérieure (fig. 551 B, *a*). Les grosses dents sont attachées par de fortes racines divergentes C; la cou-

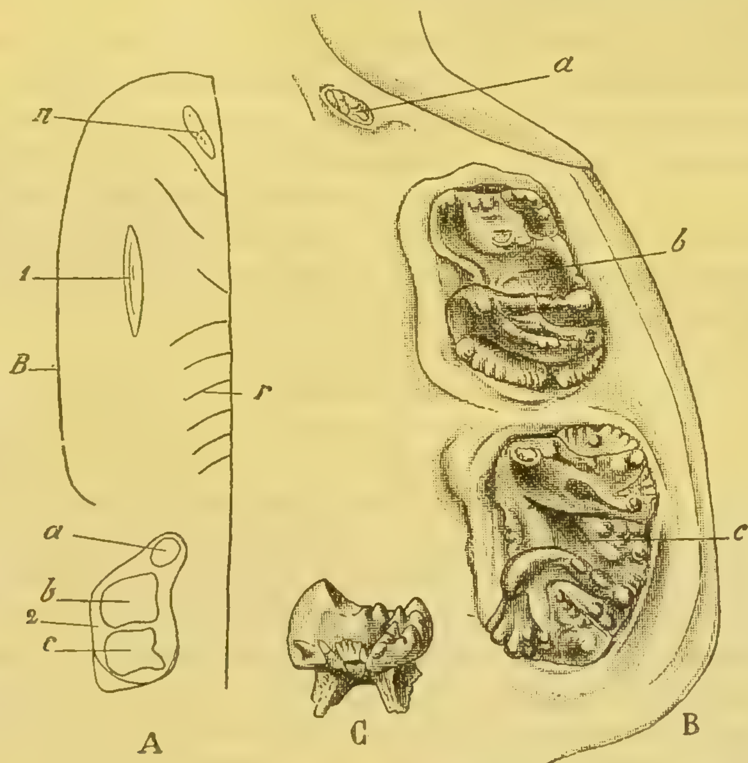


Fig. 551. — Appareil masticateur de l'Ornithorynque. A. Mandibule supérieure du bec de l'Ornithorynque adulte, vue de la cavité buccale : *B*, bec; *n*, narines internes; *r*, rides médianes; 1, plaque cornée antérieure; 2, plaque cornée postérieure; *a*, *b*, *c*, la place des trois dents primitives (Poulton). — B. Dents du jeune Ornithorynque très grossies; toute la région figurée est couverte plus tard par la plaque (2) de la figure A; *a*, *b*, *c*, les trois dents, comme ci-dessus (Stewart). — C. L'une des dents, vue postérieure.

ronne présente deux gros tubercules sur le bord interne et d'autres plus petits au bord externe. Ces dents pluricuspides rappellent celles d'un ordre de Mammifères mésozoïques, les *Multituberculés*, dont les affinités sont encore très douteuses (*Allodon*, *Microlestes*, *Tritylodon*, etc.).

C'est plus tard qu'apparaissent les plaques cornées : l'antérieure, très petite, n'a aucun rapport avec les dents; la seconde au con-

(1) Poulton, Q. J., t. XXIX, 1888-89; — Ch. Stewart, Q. J., t. XXXIII, 1891.

traire apparaît autour des dents calcaires comme un bourrelet destiné à les renforcer; plus tard, l'épithélium buccal se développe au point de recouvrir complètement les dents; la plaque cornée qui se forme à ses dépens s'étend donc, elle aussi, au-dessus de ces organes, et les cache entièrement; mais sa surface inférieure présente trois excavations qui reproduisent fidèlement la configuration des dents qu'elles logeaient (fig. 551, A).

Glandes salivaires. — Les glandes salivaires sont les homologues absolues des glandes cutanées. Leurs formes sont les plus diverses : toutes les formes de glandes (tubes simples, tubes composés, glandes en grappes) peuvent exister. Elles sont en général entourées de tissu conjonctif, qui leur sert de soutien et les divise en lobules.

On les désigne, d'après leur position, sous les noms de glandes *labiales*, *jugales*, *linguales*, *sublinguales*, *sous-maxillaires* et *parotides*.

Les poissons n'ont pas de glandes salivaires évidentes.

Chez les batraciens, on n'en rencontre guère de bien nettement individualisées. Cependant, chez les *Anoures* et les *Salamandrines*, de petites glandes muqueuses sont logées dans des cavités creusées dans les prémaxillaires ou dans le voisinage du septum nasal. Ces *glandes intermaxillaires* débouchent dans la voûte palatine par un orifice médian, par où s'écoule la sécrétion. En outre, de nombreuses glandes linguales déversent sur la face dorsale de cet organe un liquide visqueux, qui, nous l'avons déjà vu, sert à la préhension des Insectes dont ces animaux se nourrissent.

Les reptiles sont le premier groupe où apparaissent des glandes salivaires nettement différenciées; elles sont réparties tout le long des lèvres et sur la muqueuse linguale; mais leur variété est trop grande pour que nous puissions les énumérer ici. Il importe cependant de remarquer que la *glande à venin* des Serpents est l'homologue d'une glande salivaire. Elle est entourée d'un sac fibreux et un muscle puissant peut, à la volonté de l'animal, la comprimer de façon à en faire sortir le liquide venimeux. Le canal aboutit au crochet à venin, à l'intérieur duquel il se continue, comme nous l'avons déjà vu.

Les glandes salivaires sont encore plus développées chez les oiseaux, surtout chez les granivores, et elles viennent toutes aboutir à la commissure des mandibules, soit à la base de la langue, soit dans l'angle même des maxillaires. Mais c'est surtout chez les mammifères que nous trouvons la plus haute différenciation. Outre les nombreuses *glandules buccales* qui tapissent la mu-

queuse, on peut y distinguer trois paires de glandes : les *parotides*, les *sous-maxillaires* et les *sublinguales*. La parotide, placée entre la branche montante du maxillaire et le conduit auditif interne, débouche, par le *canal de Sténon*, dans la joue, au niveau de la deuxième molaire supérieure. Elle est surtout aquipare et destinée à humecter les aliments ; aussi est-elle particulièrement développée chez les animaux qui se nourrissent d'aliments secs, comme le Cheval ; elle manque au contraire chez les Phoques et les Cétacés, animaux aquatiques, et elle est peu développée chez les Carnivores. On l'a longtemps niée chez l'Échidné ; mais Viallanes a montré que cela tenait à un changement dans sa situation (1). Elle est placée en effet vers le milieu du cou, et, par un long canal de Sténon, débouche entre les deux maxillaires.

Les *glandes sous-maxillaires*, placées le long du bord interne de la mâchoire inférieure, débouchent par les *canaux de Wharton* de chaque côté du frein de la langue. Les deux glandes se réunissent chez les Édentés en avant du cou, et, chez l'Échidné, où elles sont très volumineuses, elles débouchent chacune par deux orifices. Leur rôle est de favoriser la gustation.

Enfin les *glandes sublinguales*, placées de part et d'autre du frein de la langue, sont les plus constantes ; elles sont liées à la déglutition et débouchent à la fois par le *canal de Bartholin* et les *conduits de Rivinus*.

Outre ces glandes, il existe toujours sur l'une et l'autre des mâchoires d'autres glandes nommées les *glandes molaires ;* elles prennent quelquefois une importance considérable et portent le nom de *glandes de Nück* ou de *Duvernoy*.

C'est l'ensemble de toutes ces sécrétions qui constitue la salive mixte dont le rôle est de saccharifier l'amidon. Mais la ptyaline semble localisée dans les glandules buccales.

PHARYNX. — Chez les Vertébrés inférieurs, la partie antérieure de l'appareil digestif sert non seulement au passage des aliments, mais aussi au trajet de l'air destiné à la respiration. Chez les Vertébrés aériens les moins spécialisés, cet air pénètre dans les narines et arrive par celles-ci à la partie antérieure de la bouche ; la glotte se trouve à la base de la langue, et est extrêmement étroite. Il en résulte que la cavité buccale se continue avec l'œsophage sans solution de continuité, sans qu'il y ait danger d'introduction de particules alimentaires dans les voies aériennes. Mais, par suite du développement d'un palais secondaire chez les Vertébrés plus élevés, les arrière-narrines ont reportées très loin

(1) A. S. N. 6e série, t. VII, 1878.

en arrière de la bouche, juste en face de la glotte, elle-même rejetée fort en arrière. Il en résulte une sorte de carrefour, l'*arrière-bouche* ou *pharynx*, où se croisent les deux conduits digestif et aérien. Le bol alimentaire, amené par les contractions de la langue, pourrait s'engager dans les fosses nasales ou dans la glotte; une sorte de pont cartilagineux, l'*épiglotte*, recouvrant ce dernier orifice, empêche l'accès de la trachée artère; de plus un voile membraneux, continuant la voûte palatine, le *voile du palais*, ferme en partie l'orifice des fosses nasales et, au moment de la déglutition, les muscles du pharynx se rapprochent de ce voile et ferment complètement l'orifice des fosses nasales. Le bol alimentaire ne peut donc plus s'engager que dans la partie de l'intestin que nous allons maintenant étudier.

§ 2. — *Étude de l'intestin moyen.*

A la suite de la bouche, se trouve un tube de longueur variable, l'*œsophage*, qui conduit le bol alimentaire dans une poche plus ou moins vaste, quelquefois séparée par des constrictions en un certain nombre de poches successives : c'est l'*estomac*; l'orifice par où il communique avec l'œsophage est le *cardia*. Les aliments, après avoir subi dans l'estomac leurs premières transformations, s'en échappent par un second orifice, le *pylore*, qui les conduit dans l'*intestin proprement dit*, où s'achève la digestion; c'est dans cette partie que débouchent les canaux excréteurs du *foie* et du *pancréas*.

Toutes ces parties dérivent sans exception du mésentéron de l'embryon; nous pouvons réunir leur étude dans un même paragraphe.

Intestin moyen des Poissons. — La division en trois parties que nous venons d'indiquer ne se trouve pas réalisée à ce point chez les Vertébrés inférieurs, où le tube digestif s'étend en ligne droite de la bouche à l'anus; les diverses parties de l'appareil sont à peine distinctes chez les *Cyclostomes*, les *Dipneustes*, les *Chimères* et quelques *Téléostéens*.

Chez les *Cyclostomes*, une valvule marque la place du pylore, et les différentes parties de l'intestin n'ont pas la même structure anatomique.

Chez les *Chimères*, où l'estomac est peu distinct, l'intestin n'est caractérisé que par un *repli spiral*, caractéristique de tous les Sélaciens (on l'appelle souvent *valvule spirale*), qui le divise de la même manière qu'un escalier à vis divise la cage où il est logé.

Si on excepte les quelques types que nous venons d'indiquer,

le tube digestif des *Poissons* présente constamment sur son trajet un certain nombre de courbures. Malgré la variabilité de sa forme, il se présente cependant sous un type assez constant.

L'œsophage conduit directement dans une poche stomacale plus ou moins dilatée ; la séparation des deux parties, quelquefois fort peu nette, est indiquée soit par une constriction visible à l'extérieur, soit par un bourrelet annulaire interne, marquant la position du cardia. Dans tous les cas, les parois de l'estomac ont une structure histologique spéciale, différente de celle de l'œsophage.

On peut y distinguer presque constamment deux parties : la première consiste en une poche, où arrivent et séjournent les aliments venant de l'œsophage ; l'autre se présente sous la forme d'un tube, le *tube pylorique*, qui revient en avant et porte à son extrémité la *valvule pylorique*. Tantôt ce tube fait suite directement à la portion cardiaque, tantôt au contraire il commence près du cardia, de sorte que l'estomac prend alors la forme d'un cæcum plus ou moins long, quelquefois très long, dont les deux orifices sont rapprochés à la partie antérieure.

L'intestin proprement dit commence au pylore, et, si ce dernier n'est pas nettement indiqué, sa place est déterminée par le fait que le canal biliaire se jette toujours à la partie antérieure de l'intestin.

Dans beaucoup de cas, l'intestin des Poissons est court et présente au plus deux parties, l'une dirigée en arrière, l'autre remontant et venant s'unir sans ligne de démarcation nette avec l'intestin terminal.

Chez les Téléostéens seuls, le tube digestif arrive à prendre une longueur plus considérable, et fait un nombre quelquefois assez grand de circonvolutions.

Repli spiral, appendices pyloriques. — C'est pour suppléer à cette brièveté du tube digestif que les Poissons, à l'exception de ce dernier groupe, ont tout le long de l'intestin un repli spiral dont nous avons déjà dit un mot. Il est déjà indiqué chez l'Ammocète, où il décrit seulement un demi-tour de spire, et se termine, vers l'estomac et vers l'intestin anal, par deux valvules annulaires.

Chez la *Lamproie*, le repli renferme une très grosse artère qui fournit du sang aux parois de l'intestin.

Chez les *Dipneustes* et la *Chimère*, il décrit trois tours de spire. C'est chez les Sélaciens proprement dits qu'il est le plus développé. Il présente des tours de spire parfois très nombreux et très serrés. Mais, tandis que chez les Cyclostomes et les Dipneustes toute l'épaisseur de la paroi intestinale contribue à la formation

du repli, il ne dépend, chez les Sélaciens, que de la muqueuse.

Les *Ganoïdes* possèdent aussi un repli spiral, surtout développé chez le *Polyptère*, mais il a déjà moins d'importance parmi les autres représentants de ce groupe, et beaucoup d'entre eux n'offrent que des rudiments de cet organe, qui disparaît complètement dans les groupes supérieurs.

Mais en même temps, nous voyons apparaître un groupe d'organes nouveaux, les *appendices pyloriques*, qui semblent se développer davantage à mesure que le repli spiral disparaît; ce qui semble indiquer que ces deux appareils sont fonctionnellement analogues, et destinés l'un et l'autre à augmenter la surface intestinale. Ces organes consistent en diverticules qui débouchent soit isolément, soit par groupes en arrière du pylore.

Leur nombre peut varier dans des proportions considérables, et, tandis que l'*Ammodytes* n'en possède qu'un, et que même parfois ils manquent tout à fait, il en existe plus de 200 chez certains Poissons.

Ils sont très développés chez les *Téléostéens*, mais ils existent aussi chez les *Ganoïdes*, principalement chez ceux dont la valvule spirale est rudimentaire; ainsi chez le *Lepidosteus*, il y en a un nombre considérable, formant un cercle presque complet autour de l'intestin; au contraire chez le *Polyptère* il n'y en a qu'un.

En général la structure de leurs parois est identique à celle du tube digestif lui-même. Mais Krukenberg a montré que dans certains cas ils peuvent sécréter un suc analogue au suc pancréatique par ses propriétés digestives.

Intestin moyen des Batraciens. — L'intestin moyen des Batraciens ne se fait remarquer par aucun phénomène nouveau de différenciation. Droit et de constitution presque uniforme dans toute son étendue chez le *Protée* (fig. 552 A), il présente chez les autres Batraciens une dilatation stomacale peu distincte en général de l'œsophage, et séparée de l'intestin par une valvule pylorique annulaire. L'intestin lui-même s'allonge beaucoup, et, pour se loger dans la cavité générale, est forcé de se recourber en de nombreuses circonvolutions. Le cas le plus remarquable est celui des larves d'*Anoures*, où le tube digestif s'enroule en spirale dans la cavité abdominale. A l'état adulte, sous l'influence du changement de régime, il se raccourcit et ne présente plus que quelques courbures.

Intestin moyen des Reptiles. — Dans les reptiles, l'estomac se recourbe de façon à prendre une position transversale, en rapprochant le cardia du pylore (fig. 552, D, E). Il présente dès lors une *petite* et une *grande courbure*. C'est là un caractère qui va s'accen-

tuer à mesure que nous nous élèverons dans la série. Peu développée chez les *Sauriens* et les *Ophidiens*, dont l'intestin, par son large œsophage et son estomac de forme très simple, indique un état d'infériorité très évident (fig. 552 C), la courbure de l'estomac s'accentue chez les *Tortues;* la portion cardiaque est presque à angle droit avec l'œsophage, et parallèle à la portion pylorique placée au-dessous d'elle (fig. 552 D).

L'œsophage nettement séparé de l'estomac est hérissé, chez les Tortues marines, de papilles cornées, dont la pointe est dirigée vers le cardia, et qui peuvent s'avancer assez loin vers l'estomac.

Les *Crocodiliens* présentent une organisation bien plus élevée.

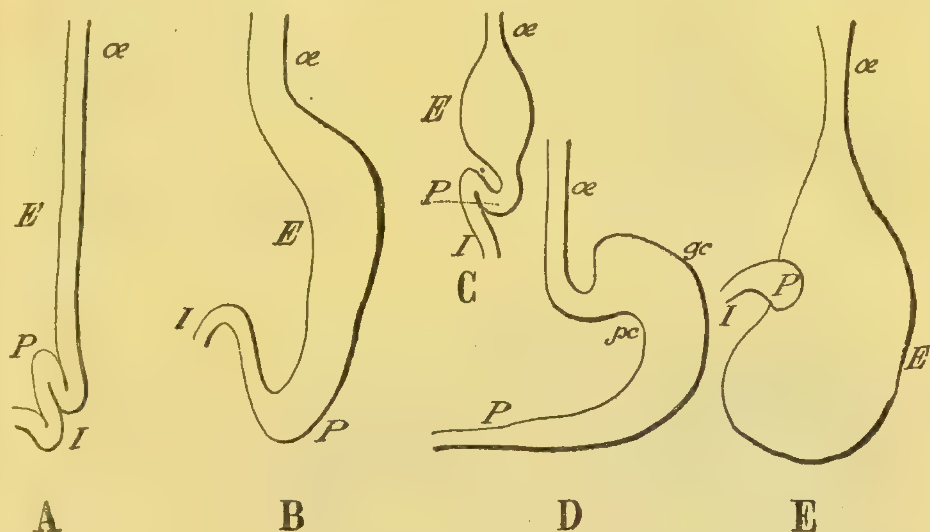


Fig. 552. — Schéma des diverses formes de l'estomac chez les Batraciens et les Reptiles : A. *Siren lacertina;* B. *Rana esculenta;* C. *Lacerta viridis;* D. *Emys europæa;* E. *Alligator lucius.* — *œ*, œsophage ; *E*, estomac ; *gc*, sa grande courbure ; *pc*, sa petite courbure ; *P*, tube pylorique (pylore) ; *I*, intestin.

Leur œsophage conduit dans un énorme sac musculeux (fig. 552, E) à parois épaisses, arrondi ou ovale, et, comme le pylore se trouve rapproché du cardia, nous avons déjà la forme de cornemuse si caractéristique de l'estomac des Vertébrés supérieurs. Sur ses faces dorsale et ventrale, se trouvent deux disques tendineux qui servent à broyer les aliments, et d'où rayonnent les faisceaux musculaires. Enfin, vers le pylore, se trouve une petite poche très évidente chez les *Crocodilus,* qui constitue comme un estomac appendiculaire.

Tube digestif des Oiseaux (fig. 553). — Tous ces caractères rapprochent extraordinairement l'estomac des Crocodiles de celui des Oiseaux ; mais chez ces derniers la différenciation est poussée beaucoup plus loin.

L'œsophage (*3*), de longueur variable, présente assez souvent, surtout chez les *Rapaces* et les *Granivores*, un sac latéral appendiculaire communiquant avec lui, le *jabot* (*4*). Tantôt c'est une simple expansion absolument dépourvue de glandes, et servant simplement de réservoir pour les aliments. Mais dans d'autres cas (*Gallinacés*, *Pigeons*), il est le siège d'une sécrétion abondante laiteuse, utilisée dans la digestion des matières sèches et dures dont ces animaux font leur nourriture.

A sa partie inférieure, l'œsophage présente une dilatation et ses parois se recouvrent de nombreuses glandes contribuant à la sécrétion du suc gastrique. C'est cette partie que l'on désigne sous le nom de *proventricule* ou *estomac glandulaire* (*6*). Une seconde poche fait suite immédiatement à celle-ci, c'est le *gésier* (*7*); son énorme paroi musculaire en fait un appareil d'une puissance considérable. Les deux faces présentent en leur centre un disque tendineux très résistant qui sert d'insertion aux muscles. Chez les Rapaces, les muscles sont uniformément développés et l'estomac a la forme d'un sac plus ou moins arrondi. Mais chez les granivores, les muscles se développent plus particulièrement sur les deux côtés droit et gauche et alors l'organe prend une forme aplatie, anguleuse, très caractéristique. Pour augmenter encore la puissance triturante, la muqueuse présente un nombre considérable de glandes, dont la sécrétion se coagule en une couche cornée, développée surtout dans le dernier cas, et qu'il est souvent difficile de séparer des couches sous-jacentes. Sa surface est hérissée d'aspérités, de telle sorte qu'il se constitue deux véritables meules, qui suppléent de la façon la plus complète aux dents dont les Oiseaux manquent entièrement.

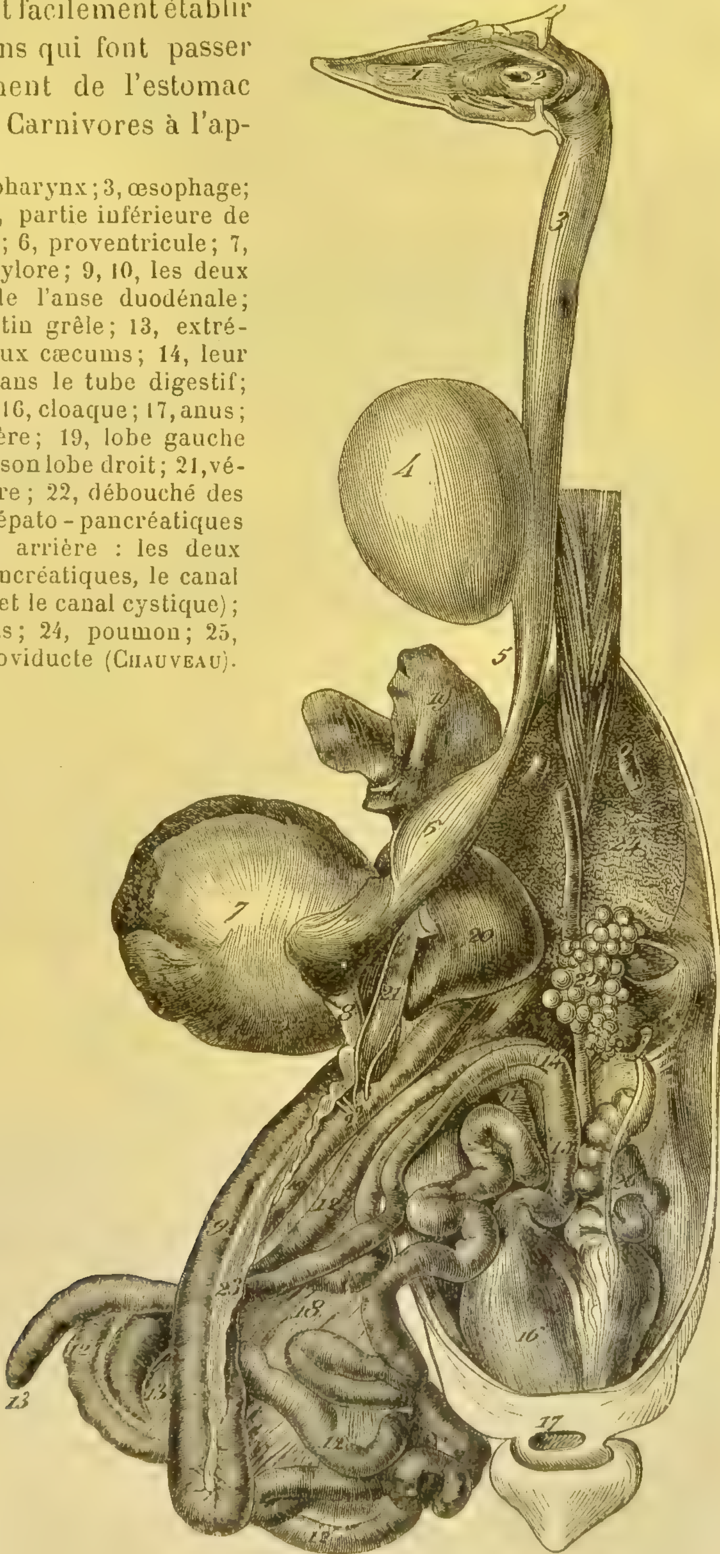
Le pylore (*8*) est, comme chez les Crocodiles, très rapproché du cardia, et quelquefois, surtout chez les Ichthyophages, il existe dans cette région une troisième poche, pareille à celle des Crocodiles. Grâce aux valvules annulaires qu'elle présente, elle sert à retenir plus longtemps les aliments avant leur entrée dans l'intestin.

Celui-ci présente en général un grand nombre de circonvolutions, et, comme sa longueur est en rapport avec le régime de l'animal, on a essayé, mais sans grand succès, de l'employer dans la systématique.

Intestin moyen des Mammifères. — Le tube digestif des *Mammifères* présente une division des parties beaucoup plus parfaite, et en même temps une variété de formes d'adaptation beaucoup plus grande que dans aucune autre classe de Vertébrés.

L'œsophage est toujours nettement séparé de l'estomac, et

c'est sur celui-ci que portent les modifications les plus grandes. Mais on peut facilement établir des échelons qui font passer insensiblement de l'estomac simple des Carnivores à l'ap-



1, langue; 2, pharynx; 3, œsophage; 4, jabot; 5, partie inférieure de l'œsophage; 6, proventricule; 7, gésier; 8, pylore; 9, 10, les deux branches de l'anse duodénale; 11, 12, intestin grêle; 13, extrémité des deux cæcums; 14, leur débouché dans le tube digestif; 15, rectum; 16, cloaque; 17, anus; 18, mésentère; 19, lobe gauche du foie; 20, son lobe droit; 21, vésicule biliaire; 22, débouché des canaux hépato-pancréatiques (d'avant en arrière : les deux conduits pancréatiques, le canal cholédoque et le canal cystique); 23, pancréas; 24, poumon; 25, ovaire; 26, oviducte (CHAUVEAU).

Fig. 553. — Appareil digestif de la Poule.

pareil compliqué qu'on rencontre chez les Ruminants (fig. 554).

Ce n'est que par exception (chez les Phoques par exemple) que l'estomac est rectiligne et longitudinal (A). La forme typique est celle d'une cornemuse transversalement placée, à petite courbure supérieure et à grande courbure inférieure, les deux orifices, le cardia et le pylore, étant plus ou moins rapprochés à la partie supérieure (B).

C'est la forme qu'on rencontre chez la plupart des Carnivores. Une première modification consiste dans le développement exagéré de la grande courbure dans la région cardiaque (C), phénomène qui aboutit à la formation d'une sorte de cæcum cardiaque assez bien développé chez les *Marsupiaux*, les *Édentés* et

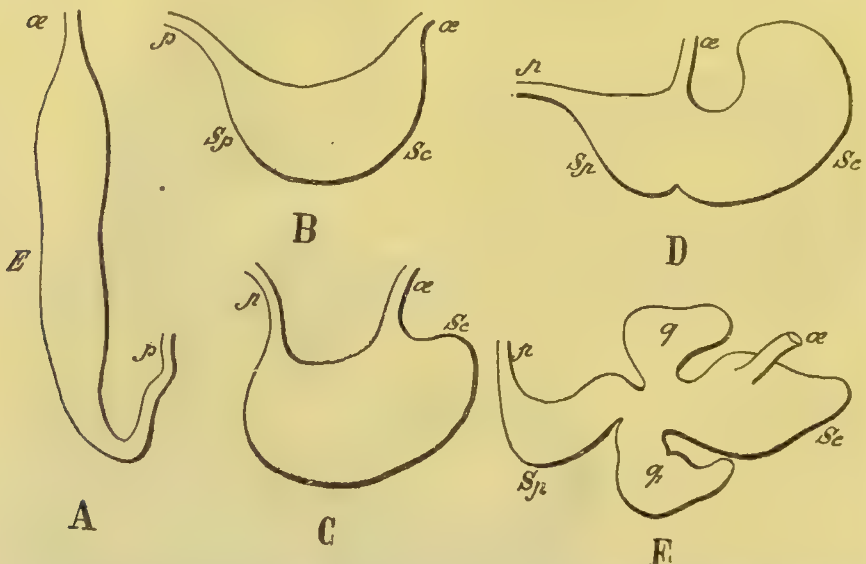


Fig. 554. — Estomacs de Mammifères. A. *Phoca vitulina ;* B. *Canis familiaris ;* C. *Mustela vulgaris ;* D. *Mus musculus ;* E. Lamantin (*Manatus australis*).

les *Primates*. Chez beaucoup de *Rongeurs*, ce cæcum se développe extraordinairement et finit par se séparer de la portion pylorique au moyen d'un sillon (D).

Les modifications qui vont suivre vont seulement consister en la division de l'une ou l'autre des deux poches ainsi formées ou en diverticules, augmentant le nombre des poches stomacales.

Dans le *Pécari*, la portion cardiaque se divise en deux poches : chez le *Lamantin*, au point de séparation de la portion cardiaque et de la portion pylorique, se présentent deux longs cæcums (E), et chez les *Cétacés* on trouve plusieurs de ces diverticules à la naissance de la région pylorique.

Mais c'est surtout chez les *Ruminants* que se présentent les faits les plus intéressants. Là, en effet, chacune des deux régions de

l'estomac se divise en deux poches (fig. 555), et la partie cardiaque (*P*,*R*) se présente comme une portion appendiculaire, tandis que la partie pylorique, qui fonctionnellement constitue le véritable estomac, semble être seule le prolongement de l'estomac. La communication s'établit par une fente longitudinale nommée *gouttière œsophagienne* (*1*,*2*). Lorsque les aliments, avalés sans être mâchés, arrivent à cette fente, les lèvres de

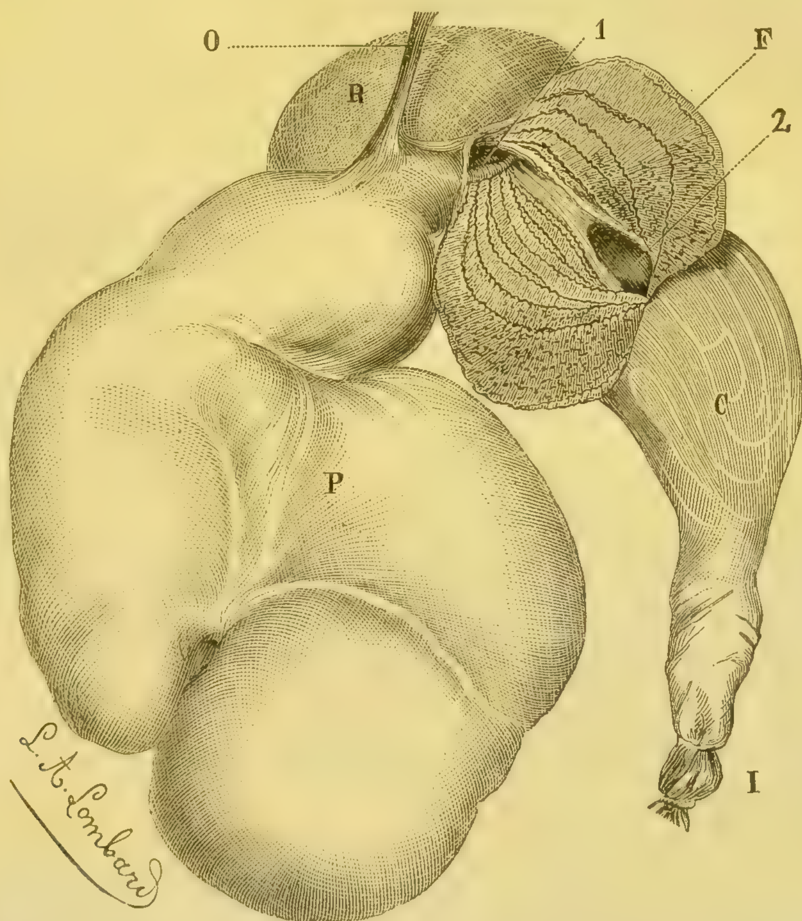


Fig. 555. — Estomac de Mouton. — O, œsophage ; P, panse ; R, bonnet ; F, feuillet ; C, caillette ; I, intestin ; *1*, *2*, gouttière œsophagienne (Chauveau).

celle-ci s'ouvrent, et ils viennent s'entasser dans la partie la plus volumineuse du cæcum cardiaque, qu'on nomme la *panse* (*P*).

Lorsque l'animal est au repos, il se met à *ruminer;* à cet effet une partie des aliments contenus dans la panse passe dans une petite poche appelée le *bonnet* (*R*), et où la muqueuse présente des plis disposés suivant des hexagones. De là, par un mouvement de régurgitation, le bol alimentaire ainsi formé remonte dans la bouche pour être soumis à la mastication. Lorsque celle-ci est achevée, le bol alimentaire est de nouveau avalé, des-

cend le long de l'œsophage, mais passe sans s'y engager devant la gouttière œsophagienne et se rend dans la région pylorique. Celle-ci est constituée chez les Chameaux par une seule poche, mais elle présente, chez les autres Ruminants, deux dilatations successives : la première, nommée le *feuillet*, est remarquable par les plis longitudinaux et hérissés de papilles qu'y constitue la muqueuse (*F*). Ces plis se continuent d'ailleurs, mais très affaiblis dans la *caillette* (*C*), qui constitue la dernière partie de l'estomac, et la seule qui joue un rôle dans la digestion proprement dite.

Le phénomène de la rumination n'est pas particulier aux Ruminants, on considère aussi les *Kanguroos*, les *Bradypus* et quelques Rongeurs comme possédant cette fonction.

L'estomac des Mammifères est toujours fermé postérieurement par une *valvule pylorique* qui ne paraît manquer que chez les *Cétacés* et les *Édentés*.

L'intestin proprement dit forme toujours de nombreux replis, mais sa longueur relative est essentiellement variable, et sous la dépendance constante du régime alimentaire. Il est, en général, de diamètre assez petit, d'où le nom d'*intestin grêle* qu'il porte souvent. Sa muqueuse est rehaussée de plis transversaux (*valvules conniventes*), ou plus rarement (Cétacés) de plis longitudinaux, qui augmentent la surface d'absorption. C'est sur ces replis, en effet, que se trouvent les villosités, qui absorbent les substances assimilables élaborées par l'intestin, et qui sont connues des lecteurs par l'étude de l'anatomie humaine.

§ 3. — *Glandes de l'intestin moyen.*

Les glandes attachées à l'intestin moyen sont : 1° les glandes gastriques; 2° le foie; 3° le pancréas; 4° les glandes intestinales.

Les *glandes gastriques* sont de petites glandes en tubes simples ou ramifiés, cachées dans la paroi de l'estomac. Leur ensemble sécrète le *suc gastrique*. Chez les Poissons, elles n'existent pas à proprement parler; c'est plutôt un revêtement tout entier glandulaire, dont les cellules digestives se localisent parfois cependant dans des cavités aréolaires. Chez les Batraciens, les glandes gastriques sont très nettes, et déjà divisées en deux sortes : les unes tapissées d'épithélium cylindrique simple, les autres, qui, avec ce même épithélium, contiennent d'autres cellules grandes et claires (Heidenhain). Ces deux sortes de glandes se retrouvent dans toute la série. Les recherches récentes semblent montrer, au moins chez les Mammifères, que les cellules cylindriques sécrètent la pepsine, tandis que les cellules claires sécrè-

tent l'acide qui donne au suc gastrique sa réaction caractéristique.

Le *foie* est la glande la plus volumineuse de l'organisme. Deux fonctions d'une haute importance lui sont dévolues; la première, connue de tout temps, est la *sécrétion de la bile;* l'autre découverte en 1849 par Claude Bernard est la *production du glycogène;* le glycogène, formé dans les cellules du foie, a toutes les propriétés de l'amidon, et, sous l'influence d'un ferment, d'une diastase spéciale, produite dans ces mêmes cellules, il peut se transformer en sucre que le sang transporte dans tout l'organisme.

Le foie a donc une double nature. Comme sécréteur de la bile, c'est une glande ordinaire; comme sécréteur du glycogène, c'est une *glande vasculaire sanguine*, c'est-à-dire une glande dont le produit de sécrétion, sans passer par un canal excréteur, est pris directement par le sang pour être porté dans l'organisme.

Longtemps même on l'avait considéré comme formant réellement deux glandes, se pénétrant intimement l'une l'autre; les grosses cellules hépatiques étant chargées de la sécrétion du glycogène, tandis que d'autres petites cellules, tapissant les canaux biliaires, auraient sécrété la bile (Legros). Mais personne n'a retrouvé depuis, ni le revêtement cellulaire des canaux, ni leur terminaison en cul-de-sac : ils constituent simplement des méats intercellulaires; les cellules du parenchyme hépatique sécrètent donc aussi bien la bile que le glycogène. Néanmoins, si, à l'état adulte, le foie constitue une seule et unique glande, il est vrai de dire qu'il a une double origine. Si nous étudions, en effet, ce qui se passe dans l'embryon, nous voyons le foie apparaître sous la forme d'un bourgeon, issu de la partie antérieure de l'intestin moyen. Ce bourgeon, quelquefois double (chez les Oiseaux, par exemple), se divise indéfiniment en rameaux qui s'intriquent et se pénètrent; mais, en même temps, la veine omphalo-mésentérique envoie de nombreuses branches, qui pénètrent dans le réseau ainsi formé, s'y ramifient elles-mêmes, et cet ensemble complexe, en continuant à proliférer, finit par constituer une masse homogène et compacte qui est le foie adulte. Histologiquement, le foie est constitué par une infinité de lobules distincts les uns des autres. Il est enveloppé par une tunique fibreuse, la *capsule de Glisson*, qui envoie dans l'intérieur du parenchyme une série de replis membraneux; ceux-ci se disposent de façon à séparer les lobules les uns des autres, et à fournir à chacun une enveloppe à peu près continue. Chacun des lobules est formé par une masse compacte de cellules. C'est entre celles-ci que partent les canalicules biliaires; tous ceux d'un même lobule se réunissent en un seul, qui à son tour va s'unir à ceux des lobules voisins. Le foie reçoit du sang de deux côtés : 1° de l'artère hépatique; 2° de la veine porte, qui amène de l'intestin du sang veineux chargé de glucose. Les ramifications de ces vaisseaux courent dans les membranes interlobulaires. De là le sang pénètre par de petites artérioles jusqu'au centre du lobule, où il se déverse dans les ramifications ultimes de la veine sus-hépatique, qui le ramène enfin dans le torrent circulatoire.

Les variations dans la forme de cet organe ne présentent pas un grand intérêt; parfois tout d'une pièce, plus ou moins déchiquetée sur les bords, il se présente plus généralement comme formé de lobes (très souvent, et constamment chez les Mammifères, deux principaux, eux-mêmes plus ou

moins divisés) dont chacun offre un canal excréteur (*canal hépatique*). D'une manière générale, on peut dire qu'il est plus développé chez les Vertébrés inférieurs que chez les Amniotes, et chez les Carnivores que chez ceux qui se nourrissent de végétaux. Sa forme dépend toujours de celle du corps, et il est sculpté par le tube digestif dont il recouvre presque toujours une notable partie.

Chez les Lamproies adultes, il n'existe pas de canaux biliaires (Schneider, Vogt), la glande n'est que vasculaire sanguine ; partout ailleurs, les canaux biliaires sont bien développés. Généralement, ils se réunissent pour former un canal unique, qui conduit la bile par un canal latéral, le *canal cystique*, à un réservoir où elle reste emmagasinée, pour être versée dans l'intestin au moment utile. Elle s'échappe alors par ce même canal cystique, qui après s'être uni au canal hépatique, prend le nom de *canal cholédoque* et vient déboucher dans l'intestin (fig. 556).

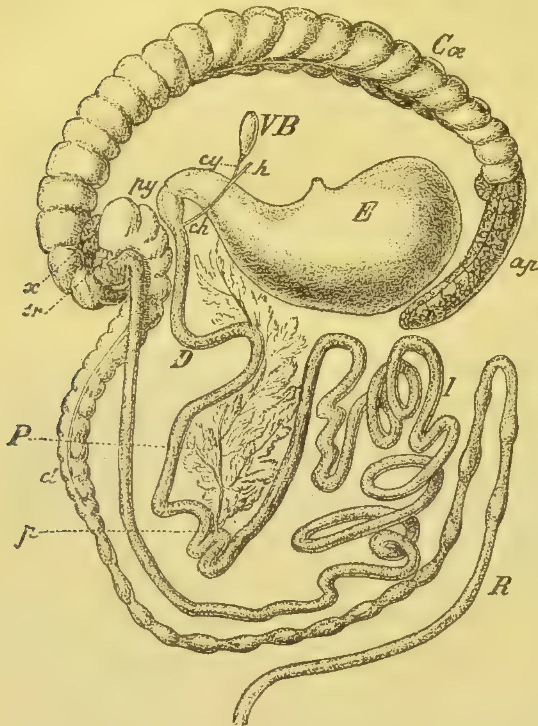


Fig. 556. — Tube digestif du Lapin, — *E*, estomac; *py*, pylore; *D*, duodénum ; *I*, intestin grêle ; *Cœ*, cæcum; *cl*, côlon ; *R*, rectum; *h*, canal hépatique; *cy*, canal cystique ; *VB*, vésicule biliaire; *ch*, canal cholédoque; *P*, pancréas; *p*, canal de Virsung; *ap*, appendice vermiculaire du cæcum, couvert de plaques de Peyer; *sr*, *sacculus rotundus*, extrémité renflée de l'intestin grêle, à parois épaissies et couvertes de plaques de Peyer; *x*, épaississement du gros intestin, où s'ouvre la valvule iléo-cæcale.

Mais quelquefois, le nombre des canaux hépatiques devient plus grand, et, quand ils ne se réunissent pas aux précédents, ces conduits supplémentaires peuvent se jeter directement, soit dans la vésicule biliaire, soit dans l'intestin, ou même constituer un réseau anastomatique plus ou moins compliqué avec les canaux normaux.

La *vésicule biliaire*, bien qu'assez constante, manque chez quelques Mammifères, par exemple : les Cétacés, les Chameaux, beaucoup de Rongeurs et plusieurs Antilopes.

Pancréas. — Le *pancréas* naît aussi d'un diverticule de l'intestin, voisin de celui qui donne naissance au foie. Ce bourgeon

se divise et prolifère de façon à former une glande solide qui débouche dans l'intestin par le *canal de Wirsung*.

Mais, en général, outre ce canal principal, il existe un ou plusieurs canaux secondaires anastomosés avec le précédent. Souvent l'un d'eux est accolé au canal cholédoque et vient déboucher avec lui dans une petite ampoule commune, l'*ampoule de Vater*.

Le pancréas du Lapin est une glande très ramifiée, arborescente, et disposée dans le mésentère de l'anse duodénale ; les différents conduits suivent la ligne médiane de chaque foliole, et ils se réunissent en un canal unique qui débouche dans l'intestin à 35 centimètres au-dessous du canal cholédoque. Ce fait anatomique acquiert une importance considérable de ce qu'il a été mis à profit par les physiologistes pour étudier le suc pancréatique isolé.

Le pancréas semble manquer chez le *Siren* et le *Protée*, parmi les Batraciens. Il existe chez les Sélaciens et les Ganoïdes, mais chez les Téléostéens, on ne le trouve que rarement à l'état d'individualisation ; il est généralement diffus, ou même fait défaut (Legouis).

GLANDES INTESTINALES. — Enfin, à partir des Batraciens, les parois de l'intestin grêle comprennent de petites glandes en tubes, extrêmement nombreuses, et chargées de la sécrétion du liquide intestinal.

§ 4. — *Étude de l'intestin anal.*

L'*intestin anal*, qu'on appelle souvent en raison de sa dimension *gros intestin*, par opposition à l'intestin grêle, est, en général, séparé de ce dernier par un pli transversal ou par une valvule. Souvent aussi, en arrière de leur point de réunion, le gros intestin présente une expansion quelquefois très développée, le *cæcum*, et disposée de telle sorte que l'intestin moyen semble déboucher sur le côté du gros intestin.

Ce dernier s'ouvre avec les conduits génitaux et urinaires dans un réservoir commun, le *cloaque*, en avant de ceux-ci chez les Poissons, en arrière chez les autres. Ce n'est que chez les Téléostéens, les Ganoïdes et les Mammifères autres que les Monotrèmes que les orifices sont distincts et que l'anus débouche à part.

Chez les POISSONS, l'intestin postérieur est très court, et ne se distingue de la partie qui précède que par son plus fort calibre.

Le cæcum manque complètement chez certains BATRACIENS ; le gros intestin prend un développement plus considérable. Il forme, à la partie postérieure du cloaque, une poche appendiculaire qui fonctionne comme vessie urinaire.

C'est chez les REPTILES que se manifeste nettement pour la première fois l'apparition d'un cæcum et d'une valvule *iléo-cæcale* (on appelle *iléon* la dernière partie de l'intestin moyen). Leur gros intestin est, en général, droit et débouche dans le cloaque ; la vessie urinaire affecte avec lui les mêmes rapports que chez les Batraciens, mais ce n'est que secondairement; car elle tire son origine de l'allantoïde et ne se soude que plus tard avec le rectum.

L'intestin terminal des Oiseaux est également rectiligne, et sauf chez l'Autruche où il atteint de 7 à 8 mètres, il a peu d'importance. Son caractère le plus saillant est la présence fréquente de deux cæcums, d'une longueur parfois énorme (fig. 553, *13*). Dans l'Autruche, ils se soudent à leur base et présentent à leur intérieur une valvule spirale qui forme plus de 20 tours de spire.

Chez le Héron, le cæcum est unique, et il manque complètement chez les Grimpeurs (1).

Le gros intestin des MAMMIFÈRES est remarquable par son énorme développement; pour se loger dans l'abdomen, il a dû se replier et sa partie postérieure seule, le *rectum*, à peu près rectiligne, est placée comme l'intestin terminal des autres Vertébrés ; le reste, le *côlon*, forme des circonvolutions et porte à son origine le *cæcum*. Celui-ci, très variable, est, comme tant d'autres parties du tube digestif, soumis à l'influence du régime.

Très petit chez les Carnivores, manquant parfois (Insectivores, la plupart des Cheiroptères), il est, au contraire, très développé chez les Herbivores et les Rongeurs (fig. 556, *Cœ*). Chez ces derniers, il présente une valvule spirale; enfin, dans les Édentés, il est pair comme chez les Oiseaux. On peut d'une manière générale constater qu'il existe entre son développement et celui de l'intestin postérieur une sorte de balancement.

Ajoutons en terminant que souvent (Prosimiens, Rongeurs, Primates), l'extrémité du cæcum est moins développée que le reste et constitue un petit appendice qu'on nomme *appendice vermiculaire* (*ap*).

Ce fait semble indiquer que le cæcum tend à disparaître, et cette hypothèse trouve un point d'appui dans cette remarque que, dans le nouveau-né, cet organe est relativement beaucoup plus développé.

(1) A l'intestin anal est lié un organe de rôle énigmatique, la *bourse de Fabricius*, creusé d'une cavité qui s'ouvre directement au fond du cloaque. Il est plus développé chez l'embryon que chez l'adulte. Il est sans doute homologue à la poche anale des Crocodiles.

CHAPITRE XVII

VERTÉBRÉS. — APPAREIL RESPIRATOIRE.

La présence d'un appareil respiratoire spécialisé est absolument générale chez les Vertébrés. Sans doute, dans un certain nombre de types, la respiration s'effectue d'une manière assez intense à travers les téguments. Chez les Batraciens notamment, cette *respiration cutanée* acquiert une importance très grande, grâce à la présence d'une artère importante qui vient se ramifier sous la peau. Ce fait permet à l'animal de vivre longtemps, alors que le poumon ne fonctionne plus. Une Grenouille curarisée, où les muscles de la respiration ont été paralysés et où le cœur fonctionne encore, continue à vivre fort longtemps, grâce à l'intensité de la respiration cutanée.

Mais la respiration à travers les téguments ne suffit jamais à entretenir la respiration nécessaire à l'activité d'un Vertébré ; il se forme toujours un appareil différencié, placé constamment en rapport avec la partie antérieure du tube digestif.

Cet appareil peut être construit suivant deux types distincts : le premier est adapté à la respiration aquatique. Il existe chez les Poissons, chez les larves des Batraciens, et chez un petit nombre de Batraciens adultes.

Dans ce premier cas il existe, sur les côtés du cou, des fentes qui mettent en communication la cavité buccale avec l'extérieur. Ce sont les *fentes branchiales*. Dans les parois de celles-ci, se ramifient avec une grande richesse les vaisseaux sanguins, à travers les parois desquels se fait l'hématose. Ce riche réseau est la partie essentielle de l'organe, qui porte le nom de *branchie*.

Le second type de l'appareil respiratoire est adapté à la respiration aérienne. Il est formé, en général, par deux poches communiquant avec la cavité buccale par un tube appelé *trachée-artère* et dans la paroi desquelles se ramifient les vaisseaux sanguins. Ces poches sont les *poumons*, et leur forme peut être extrêmement variable, depuis celle d'un simple sac, jusqu'à celle d'un réseau arborescent de canaux extrêmement grêles.

Les deux types d'appareils respiratoires ne coexistent en général pas chez les Vertébrés. Ce n'est que dans des cas fort rares

(Dipneustes, *Lepidosteus*, Batraciens pérennibranches) qu'ils se rencontrent l'un et l'autre. Chez tous les autres, l'un des appareils exclut l'autre, au moins comme organe réellement fonctionnel.

§ 1. — *Branchies.*

Branchies des Cyclostomes. — Les *Cyclostomes* présentent le type d'appareil branchial le plus simple qui se rencontre chez les Vertébrés. Il se forme, de chaque côté du cou, un certain nombre de poches, qui communiquent d'une part avec l'œsophage, de l'autre avec l'extérieur. Sur les parois de ces poches branchiales sont placés des feuillets nombreux, où les vaisseaux sanguins se ramifient à l'infini. Ce sont les feuillets branchiaux. Les poches sont au nombre de sept paires. Il y en a six chez

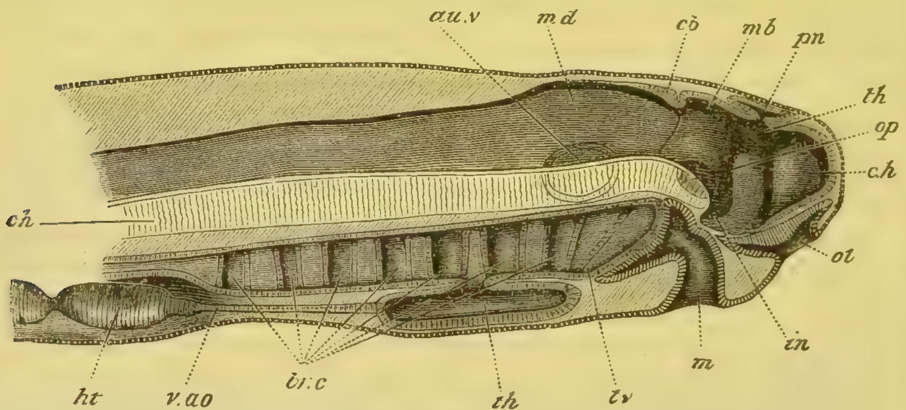


Fig. 557. — Coupe sagittale de la portion antérieure d'une Ammocète : *m*, bouche ; *br.c*, fentes branchiales.

quelques Bdellostomes, et ce nombre est normal chez les *Myxines*. Une huitième paire antérieure se développe à l'origine chez l'*Ammocète*, mais disparaît plus tard. Elle correspond sans doute à l'évent des Esturgeons.

Chez l'*Ammocète* (fig. 557) et chez les Myxines, qui représentent un type inférieur parmi les Cyclostomes, les poches respiratoires communiquent directement avec l'œsophage ; dans les autres types, il se constitue une cavité spéciale au-dessous de l'œsophage. Cette cavité, qui communique en avant avec l'œsophage, et est close en cul-de-sac en arrière, est la *cavité branchiale*. C'est elle qui communique avec l'extérieur par les tubes branchiaux (fig. 542, B). L'orifice de communication entre l'œsophage et la cavité branchiale est parfois muni d'une valvule, empêchant le retour de l'eau dans l'œsophage.

Les poches branchiales s'ouvrent presque toujours à l'extérieur

par des orifices séparés. Seule, la *Myxine* (fig. 558) ne présente que deux orifices branchiaux externes, près de la ligne médiane ventrale, et très en arrière de la région branchiale. Cet orifice est celui d'un canal collecteur commun à tous les sacs branchiaux. Chez les Myxinoïdes (*Myxine*, *Bdellostome*), un canal analogue aux canaux branchiaux, mais sans poche respiratoire, le *canal œsophago-cutané*, part de l'œsophage et aboutit dans le dernier canal efférent, chez les Bdellostomes, dans le canal commun, chez les Myxines. Il n'existe dans les deux cas que du côté gauche. Sa signification n'est pas connue.

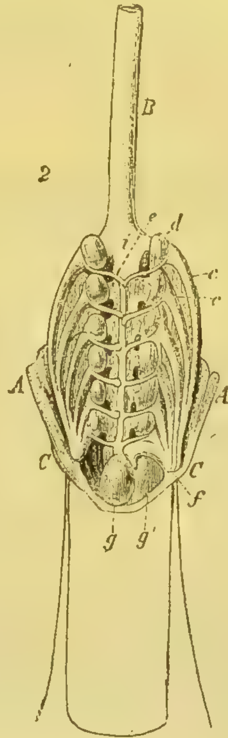


Fig. 558. — Appareil branchial de *Myxine glutinosa*, vue antérieure. — A, paroi latérale du corps; B, œsophage; C, orifice branchial, commun à tous les canaux afférents; *cd*, branchies ; *e*, canal branchial afférent; *f*, canal œsophago-cutané; *g*, ventricule; *g'*, oreillette; *i*, artère branchiale.

Le nombre maximum de huit fentes branchiales que nous trouvons dans les Poissons est un caractère secondairement acquis, et que ne présentait pas le prototype primitif des Vertébrés. A l'origine, le nombre des branchies devait être bien plus considérable, comme le fait prévoir l'anatomie des Protochordes.

On est même assez porté à croire qu'il en existait primitivement sur tous les segments du corps, quand on voit se prolonger sur toute l'étendue de l'animal les organes de la ligne latérale, si étroitement liés dans la tête à l'appareil branchial. Toutefois rien n'est positif à cet égard, et Beard distingue même les segments du corps des segments céphaliques en ce que ces derniers seuls portent des branchies.

D'autre part, en avant de la fente branchiale antérieure (évent, etc.), auraient existé, d'après les recherches les plus récentes, des fentes branchiales, qui se seraient dans la suite profondément modifiées et adaptées à des usages entièrement nouveaux.

1° D'après Dohrn et Houssay, la fente buccale est produite par la coalescence sur la ligne médiane de deux fentes branchiales. 2° En avant, se trouverait encore une invagination entodermique et une invagination ectodermique, c'est-à-dire les deux éléments qui concourent à la formation des fentes branchiales; cette fente branchiale donnerait le *cristallin* d'une part, l'*hypophyse* de l'autre (Houssay). 3° Les fosses nasales correspondraient à une invagination ectodermique branchiale, qui ne s'ouvrirait pas (Marshall, Houssay). 4° Enfin, l'oreille elle-même serait une fente branchiale modifiée (Houssay, Dohrn (?)) correspondant à un segment céphalique que plusieurs auteurs indiquent comme nécessaires entre l'hyoïde et le premier arc branchial vrai (van Wyhe, Beard).

Appareil branchial des Sélaciens. — L'appareil branchial des Sélaciens diffère de celui des Cyclostomes :

1° Par le nombre des poches branchiales, réduit généralement à cinq ;

2° Par la forme de celles-ci.

Ce ne sont plus, en effet, des sacs plus ou moins canaliformes ; mais de larges fentes, percées dans toute l'épaisseur de la paroi du corps, s'ouvrant d'une part sur le plancher buccal, de l'autre sur les parois du cou, par des orifices toujours distincts (fig. 560, *A*). Ils sont tous visibles de l'extérieur, soit sur les côtés (*Pleurotrèmes = Squales*), soit sur la face ventrale du cou (*Hypotrèmes = Raies*).

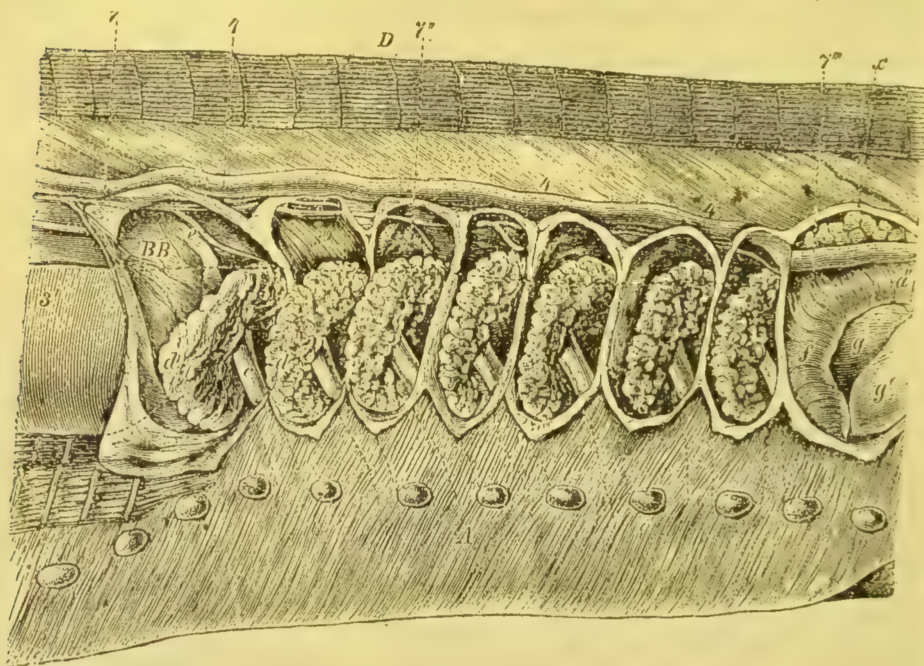


Fig. 559. — Appareil respiratoire de *Bdellostoma cirratum* Günther. — Les muscles abdominaux obliques, *A*, sont séparés du corps, et repliés vers le bas ; les muscles latéraux, *D*, sont au contraire rejetés vers le haut. — Les plèvres branchiales *BB* sont coupées ; *D*, muscle latéral gauche ; *g*, ventricule ; *g'*, oreillette ; *c*, canal branchial afférent ; *d*, branchie ; *e*, canal branchial efférent ; *f*, canal œsophago-cutané ; *x*, glande près du cardia ; 4, veine jugulaire gauche ; 7, nerf vague ; 7'', branche branchiale ; 7''', branche intestinale du même.

Les cloisons qui séparent l'une de l'autre les poches branchiales portent sur leurs deux faces des feuillets branchiaux, peu élevés d'ailleurs, où se répand un riche réseau vasculaire. Ces cloisons sont en relation avec les arcs du squelette viscéral (A_{1-5}) qui sont contenus à l'intérieur des septa. La première fente branchiale (B_1) est placée entre le second et le troisième arc, c'est-à-dire en avant du premier arc branchial (A_1). La cinquième (B_5) est comprise entre le quatrième (A_4) et le cinquième arc bran-

chial (A_5). Chacun des arcs branchiaux porte donc en avant de lui une fente branchiale.

Dans les genres *Hexanchus* et *Heptanchus*, où il existe six et sept arcs branchiaux, le nombre des fentes branchiales est lui-même porté à six et à sept paires.

Dans tous les cas, la dernière poche branchiale ne porte de feuillets bien développés que sur sa paroi antérieure; ceux de la paroi postérieure sont en régression.

En avant des fentes branchiales ordinaires, il existe une autre

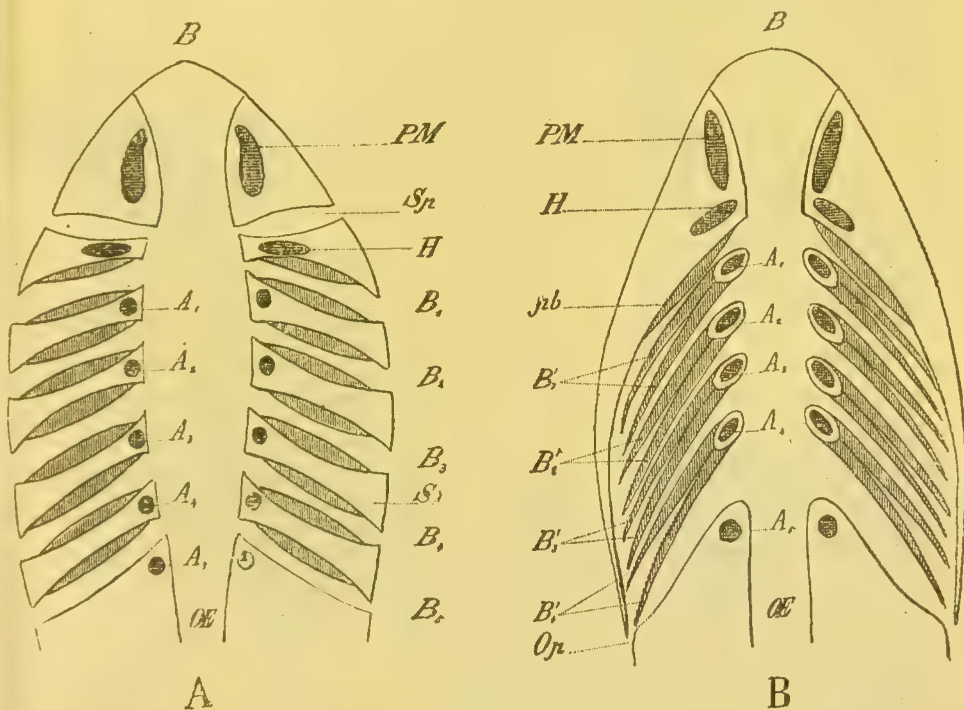


Fig. 560. — Schéma de l'appareil branchial d'un Sélacien (A) et d'un Téléostéen (B). — *B*, bouche; *ŒE*, œsophage; *PM*, coupe de l'arc mandibulaire; *H*, arc hyoïdien; A_1—A_5, arcs branchiaux; B_1—B_5, fentes branchiales des Sélaciens; B_1'—B_4', branchies des Téléostéens; *Sp*, évent; *pb*, pseudo-branchie; *Se*, septum interbranchial; *Op*, fente operculaire.

paire de fentes (*Sp*), placées entre l'arc mandibulaire (*PM*) et l'arc hyoïdien (*H*). On leur donne le nom d'*évents*. Elles s'ouvrent derrière les yeux. Ces fentes, qui ne manquent que chez quelques Requins (*Carcharias*, *Zygæna*), doivent être regardées comme des fentes branchiales homologues à celles qui les suivent. Ce serait la branchie de l'arc hyoïdien. Nous retrouvons ainsi, au maximum, le nombre huit, déjà indiqué chez l'Ammocète. Fréquemment, d'ailleurs, on y trouve des lamelles branchiales, mais ces lamelles ne fonctionnent jamais comme branchies : le sang qu'elles reçoivent vient de la première branchie et est déjà hématosé. C'est une *pseudo-branchie*.

L'évent existe encore chez quelques Ganoïdes (*Acipenser*, *Polypterus*) à l'état de pseudo-branchie. Il disparaît plus haut (*Amia*, Téléostéens).

Branchies des Chimères. — Les *Chimères*, rangés en général parmi les Sélaciens, en diffèrent notablement au point de vue de l'appareil respiratoire. En avant des orifices respiratoires externes se trouve disposé un repli cutané, qui part de la partie antérieure et vient recouvrir ces orifices. Il se forme ainsi une cavité branchiale, où débouchent les cinq fentes, et qui elle-même s'ouvre à l'extérieur par un orifice postérieur. Ce repli est comparable aux replis atriaux de l'Amphioxus, et la cavité branchiale est l'homologue de la cavité atriale de ce dernier. Il arrive assez fréquemment que les feuillets branchiaux de la paroi antérieure de la première fente branchiale se déplacent et descendent sur la face interne de l'opercule. Les Chimères constituent des formes de passage, qui vont nous conduire aux types plus élevés où leurs caractères vont s'accentuer.

Branchies des Ganoïdes et des Téléostéens. — L'appareil branchial des Ganoïdes et des Téléostéens semble, au premier abord, fort différent de celui des Sélaciens. Mais il s'y ramène facilement. Il suffit, en effet, de supposer que la partie conjonctive, qui formait les septa de séparation des chambres branchiales des Sélaciens, ait disparu plus ou moins complètement, pour avoir l'appareil respiratoire des Téléostéens (fig. 560, B).

Les fentes deviennent alors béantes sur le plancher à claire voie de la cavité buccale, et chacun des arcs porte, sur son bord externe, deux rangées de feuillets branchiaux pointus, ou rarement foliacés (Lophobranches). Ces feuillets correspondent à ceux des Sélaciens, et la double rangée s'explique par le fait que, à chaque arc, correspondaient, chez ces derniers, deux séries de lamelles branchiales, une dans chacune des deux chambres voisines.

Ces lamelles sont entièrement libres du côté externe, et l'eau qui a traversé la branchie arrive dans une vaste cavité commune qui serait béante au dehors sans la présence d'un *opercule*.

Ce dernier organe, que nous avons vu apparaître chez les Chimères, est ici remarquablement développé. Il est soutenu par un squelette que nous avons déjà décrit. A cet appareil operculaire s'ajoute, à la partie inférieure, la *membrane branchiostègale*, soutenue par les *rayons branchiostèges*, et qui complète l'occlusion de la cavité branchiale. Celle-ci ne communique plus avec l'extérieur que par une fente unique, longue et étroite, recourbée en fer à cheval. Sa forme varie d'ailleurs extrêmement, jusqu'à être

réduite à un petit orifice, comme chez l'Anguille, réduction qui a pour but de protéger les branchies contre la dessiccation.

Les feuillets branchiaux sont disposés sur les arcs, parallèlement les uns aux autres, comme les dents d'un peigne. Leur forme est très variable : c'est généralement celle d'un triangle très allongé, se transformant en un filament cylindrique dans quelques types (*Polypterus*, *Lepidosteus*), ou même se ramifiant, chez les Chondroganoïdes, jusqu'à devenir arborescent.

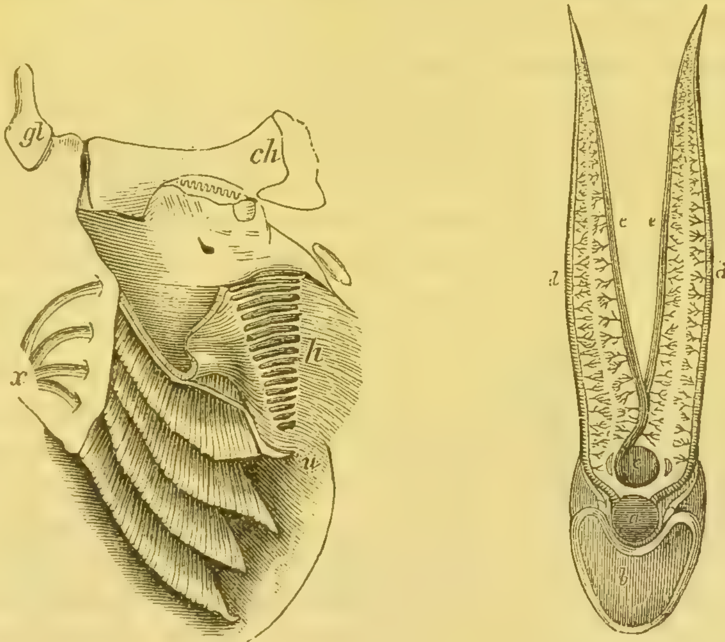


Fig. 561. — Appareil branchial du *Ceratodus* : *x*, arcs aortiques; *h*, pseudobranchie; *gl*, basihyal; *ch*, ceratohyal; *u*, point d'attache de la première branchie aux parois de la cavité branchiale (Günther).

Fig. 562. — Lamelles branchiales des Téléostéens. Coupe d'une portion d'arc branchial portant deux lamelles branchiales : *b*, arc branchial; *a*, vaisseau branchial efférent; *d*, ses branches; *c*, vaisseau branchial afférent; *e*, ses branches.

Les plus longs sur un même arc sont ceux du milieu; ils décroissent vers les extrémités. Ils n'ont pas la même longueur sur les divers arcs, et ils sont d'autant plus grands que l'arc qui les supporte est placé plus en arrière. De la sorte, les feuillets des divers arcs ne se recouvrent jamais complètement, ce qui donne une certaine étendue à la surface respiratoire, quelle que soit la position des branchies.

D'après le mode suivant lequel l'appareil branchial des Téléostéens dérive de celui des Sélaciens, nous pouvons prévoir le nombre de branchies des premiers.

Il est normalement de quatre, c'est-à-dire égal au nombre de cloisons mitoyennes des Sélaciens.

Le cinquième arc branchial (A_5) placé chez les Sélaciens en arrière de la cinquième fente branchiale, et qui portait chez ceux-ci une série de feuillets branchiaux, déjà en voie de régression, ne porte plus de lamelles.

Quant aux feuillets qui garnissaient la paroi antérieure de la première chambre, et qui dépendaient de l'arc hyoïdien, ils existent encore ici (fig. 561, *h*). Mais, comme cela se passait déjà chez les Chimères, ils sont attachés à l'opercule (fig. 560 B, *pb*). Chez quelques Ganoïdes (*Acipenser*, *Lepidosteus*), cette branchie joue encore un rôle physiologique, et reçoit du sang veineux de la première artère branchiale. Chez les *Téléostéens* où elle est développée, elle ne reçoit plus que du sang artériel ; elle a perdu toute activité physiologique ; c'est donc une *pseudo-branchie*, comme la branchie de l'évent qui persiste chez les Chondroganoïdes.



Fig. 563. — Lamelles pharyngiennes d'*Osphromenus olfax*.

Le nombre de quatre branchies peut lui-même subir des réductions. Chez les *Labroïdes*, le *Zeus*, le *Cyclopterus*, etc., le quatrième arc branchial n'a plus qu'un rang de lamelles; on compte trois branchies et demie. Dans d'autres genres (*Lophius*, *Diodon*, *Tetrodon*, etc.), il n'y a plus que trois branchies ; chez le *Malthe* deux et demie. Enfin, chez l'*Amphipnous cuchia*, le deuxième arc branchial seul porte une branchie ; encore est-elle fort réduite.

Cette réduction est souvent corrélative au développement d'organes spéciaux accessoires, qui remplacent les branchies.

Ces organes peuvent être de trois sortes :

Tantôt c'est un vaste sac, véritable poumon, communiquant avec la cavité branchiale, et qui n'en est qu'une dépendance (*Amphipnous*, *Saccobranchus*). Il s'étend en arrière de la tête ; ses parois membraneuses reçoivent le sang des racines aortiques, et celui-ci, après s'être hématosé, revient dans l'aorte dorsale.

Dans d'autres cas, le squelette céphalique, dans le voisinage des branchies, se creuse de cellules séparées par de minces lamelles osseuses. Elles sont revêtues d'une membrane très vasculaire, respiratoire (fig. 563). Ainsi se constitue une chambre

labyrinthique qui caractérise toute une famille, les Labyrinthibranches (*Anabas*, *Polyacanthus*).

Enfin, dans une troisième forme (*Heterobranchus*, *Clarias*), les arcs branchiaux portent des appendices arborescents, où le sang circule et s'hématose, et qui se logent dans un prolongement de la cavité branchiale.

Chez tous ces Poissons, les modifications que nous venons d'étudier sont en rapport avec le genre de vie spécial de l'animal. Tous, en effet, ont une existence plus ou moins amphibie, et peuvent respirer l'air en nature lorsqu'ils passent d'une mare à une autre, ou lorsque l'étang où ils se trouvent vient à se dessécher.

Cette double fonction respiratoire existe normalement chez les *Dipneustes* et les jeunes Batraciens. Ils possèdent à la fois poumons et branchies. Nous étudierons d'abord ces dernières.

BRANCHIES DES DIPNEUSTES. — On a vu que le squelette viscéral des Dipneustes renferme cinq (*Ceratodus*) ou six (*Protopterus*) arcs branchiaux très grêles.

Chez le *Ceratodus*, quatre des cinq arcs portent des branchies



Fig. 564. — Embryon de *Scyllium canicula*, montrant les branchies externes

pareilles à celles des Téléostéens, tandis qu'une pseudo-branchie est attachée à l'hyoïde.

Mais le *Protopterus* s'éloigne plus complètement de ce type. Les trois dernières branchies persistent seules, et ont leurs lamelles en forme de languettes imbriquées comme les ardoises d'un toit. Le premier arc porte, en outre, une pseudo-branchie.

L'ouverture branchiale, fort étroite, est recouverte par un appareil operculaire rudimentaire, et se trouve immédiatement en avant du membre antérieur.

Le fait capital de l'appareil branchial du *Protopterus* est la présence de branchies externes. Ce sont trois simples papilles légèrement ramifiées, absolument dépourvues de squelette, et où se répandent des capillaires émanés des deuxième, troisième et quatrième arcs aortiques. Elles sont placées en avant de la fente operculaire, et d'autant plus grandes qu'elles sont plus dorsales.

Ces organes ne sont pas spéciaux aux Dipneustes; il existent plus développés encore dans les jeunes embryons des Sélaciens (fig. 564) et de quelques autres Poissons. Il faut en conclure que ce ne sont pas des organes secondairement acquis, mais bien des

organes primitifs venus avant les branchies internes, celles-ci ne s'étant développées qu'au fur et à mesure de la réduction des branchies externes.

Branchies des Batraciens. — Les Batraciens présentent, dans la suite de leur développement, les divers types d'organes respiratoires qu'on puisse rencontrer chez les Vertébrés. Ayant dans leur jeunesse une respiration exclusivement aquatique, ils ont à cet âge des branchies externes ou internes. Mais, dans le plus grand nombre, ces organes ne sont que transitoires; et à l'état adulte, l'animal devenu entièrement aérien ne respire plus qu'au moyen de poumons. Le premier mode doit être seul étudié à cette place.

Dès que l'embryon a acquis la forme de têtard, apparaissent trois branchies externes, fixées à l'extrémité dorsale des trois

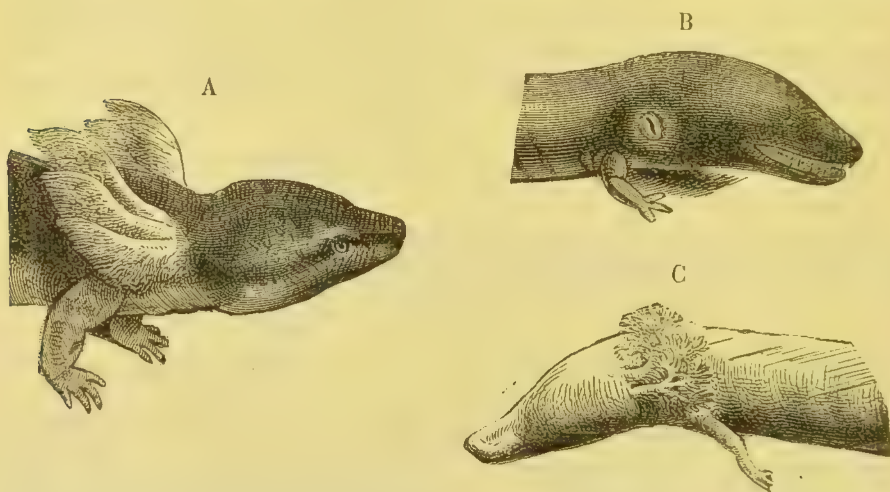


Fig. 565. — Branchies de Batraciens. A, tête d'*Amphiuma tridactylium*; B, tête du *Menobranchus lateralis*; C, tête du *Proteus anguinus*.

premiers arcs branchiaux. Très variables dans leur forme, elles peuvent être découpées sur leurs bords en lamelles simples ou ramifiées, simulant des franges. Elles sont totalement dépourvues de squelette et un épithélium cilié recouvre toute leur surface.

En même temps, des fentes branchiales mettent en communication la cavité buccale et l'extérieur. Ces fentes sont généralement au nombre de quatre.

Elles se réduisent, chez les Pérennibranches, à trois dans les *Siren*, à deux dans les genres *Proteus* et *Menobranchus;* chez ces derniers animaux, l'appareil branchial persiste toute la vie avec branchies externes et fentes branchiales, malgré l'apparition des poumons. Ce sont les *Phanérobranches*.

Mais chez les autres Batraciens le développement se continue. Les branchies externes disparaissent. Un repli cutané, qui part

en avant de la première fente, s'étend comme un rideau d'avant en arrière, à la façon d'un opercule, et recouvre les fentes branchiales, ne laissant à la partie postérieure qu'un orifice branchial. Ce second stade persiste chez les *Cryptobranches*, le second groupe des *Ichthyoïdes*.

Chez tous les autres Batraciens, *Salamandrines* et *Anoures*, et parmi les Dérotrêmes chez le *Cryptobranchus*, cet orifice lui-même se ferme, et l'appareil branchial disparaît, les poumons servant seuls à la respiration de l'adulte.

§ 2. — *Vessie natatoire et poumons.*

Chez tous les Vertébrés aériens, les poumons sont des sacs qui communiquent avec l'intestin buccal, et doivent être considérés comme des diverticules de celui-ci.

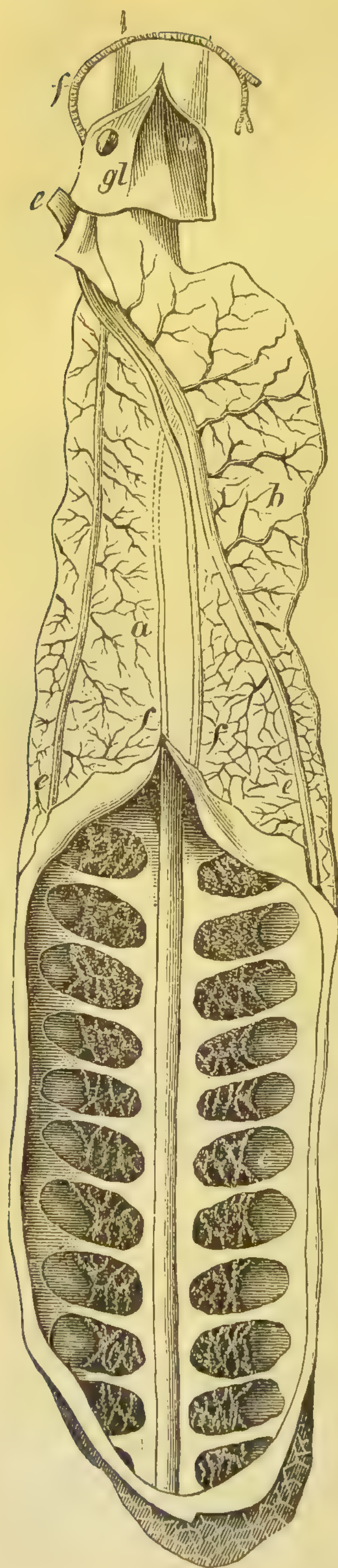
Or il existe chez un grand nombre de Poissons un organe qui, lui aussi, est un diverticule de l'intestin, et qu'on a voulu comparer morphologiquement au Poumon des vertébrés aériens. C'est la *vessie natatoire*.

Indépendamment de la différence de fonctions, on a invoqué contre une semblable assimilation la position différente des deux organes. Tandis en effet que les poumons sont toujours placés ventralement, c'est dans la région dorsale que se tient en général la vessie natatoire. — Nous rencontrerons cependant quelques cas exceptionnels où la vessie natatoire est ventrale. Dans ce dernier cas, elle est manifestement homologue des poumons. — On a ainsi distingué deux sortes de diverticules du pharynx. Les uns, *vessies natatoires*, seraient issus de la région dorsale; les autres, *vessies oratoires* (1), seraient au contraire ventraux. Chez les Vertébrés aériens ils forment les poumons. La vessie natatoire paraît, suivant Albrecht, être représentée normalement chez le Cochon, et accidentellement chez l'Homme par un diverticule du pharynx.

La question n'est pas encore bien résolue; mais il y a dans tous les cas identité dans l'origine et dans le processus du premier développement; cela nous autorise à placer ici l'étude comparative de la *vessie natatoire*.

On ne la rencontre que chez les Ganoïdes et chez la plupart des Téléostéens. Le canal qui établit la communication avec l'œsophage et indique l'origine de l'organe persiste chez les Ganoïdes et, parmi les Téléostéens, chez les *Physostomes*. Chez

(1) Schwimmblase et Stimmblase d'Albrecht.



les autres Téléostéens (*Physoclistes*) la communication disparaît, et le canal est remplacé par un cordon ligamentaire plein.

La forme est des plus variables et nous ne pouvons qu'indiquer les grandes lignes de ses variations. Dorsale en général, elle est comprise entre le tube digestif d'une part, et la colonne vertébrale de l'autre. Chez le *Polypterus* seul, la vessie natatoire est ventrale. Chez le *Diodon* et le *Tetrodon*, outre la vessie natatoire proprement dite, dorsale comme d'habitude, existe un sac à air, ventral, s'ouvrant dans le pharynx. Il est susceptible d'extension et, quand il est gonflé d'air, les poissons flottent à la surface de la mer où ils se laissent aller au gré des courants. Il représente, suivant Albrecht, la vessie oratoire, qui correspond au poumon des Vertébrés aériens. Cette double présence constitue pour lui une preuve évidente de la différence morphologique des deux vessies.

La vessie natatoire est unique dans le plus grand nombre des cas. Le *Polypterus* fait encore exception à cette règle. Il possède en effet une double vessie, la droite beaucoup plus longue que sa congénère.

Dans le *Lepidosteus*, le canal de communication avec l'œsophage aboutit dans un vestibule spécial, comparable à un pharynx. Enfin, tandis que souvent les parois de la vessie natatoire sont lisses, elles présentent chez

Fig. 566. — Poumon du *Ceratodus*, ouvert dans sa moitié inférieure, pour montrer l'arrangement des poches aérifères; *a*, moitié droite; *b*, moitié gauche; *e*, veine pulmonaire; *f*, vaisseau artériel; *gl*, orifice du poumon dans l'œsophage, dont la paroi a été ouverte (Günther).

un certain nombre de types des trabécules ramifiées, qui limitent des alvéoles. Celles-ci sont même, dans le *Lepidosteus*, absolument régulières, et donnent à la vessie natatoire de cet animal l'aspect d'un poumon de Batracien.

La circulation de la vessie natatoire est bien différente de celle d'un organe respiratoire. Dans la plupart des cas le sang vient de l'aorte ou de l'artère cœliaque ; chez le *Polypterus* et l'*Amia* seuls, il est fourni par la quatrième veine efférente branchiale,

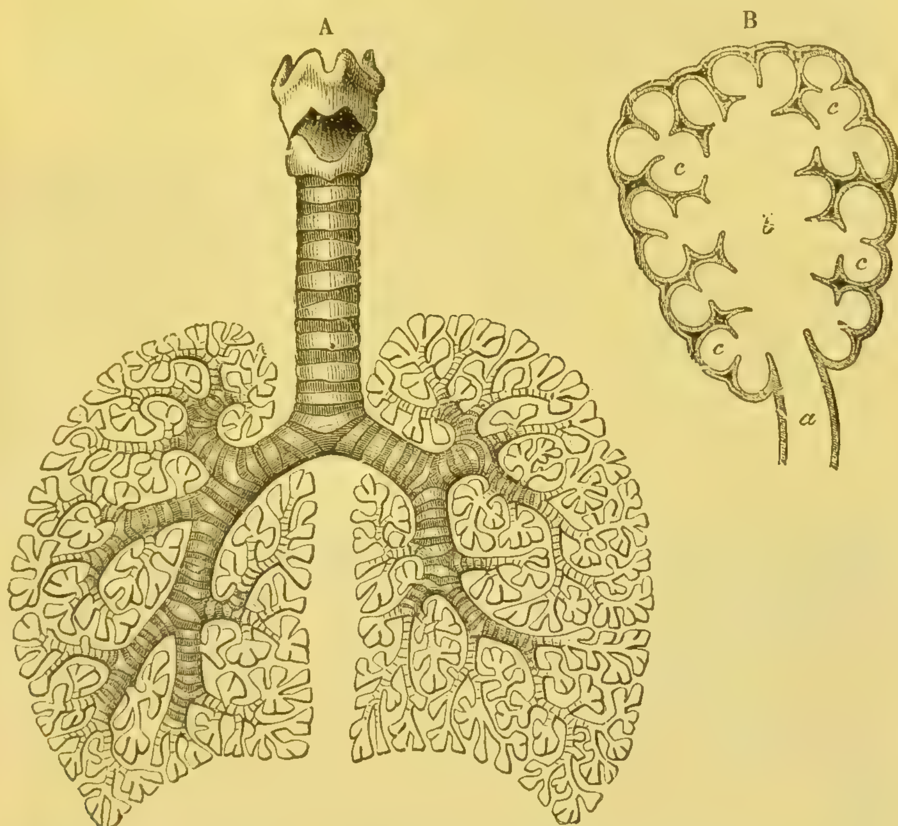


Fig. 567. — A, Schéma de l'appareil respiratoire de l'Homme. — B, lobule primitif du poumon : *a*, bronchiole ; *b*, cavité du lobule ; *c*, vésicules aériennes (DALTON).

comme cela a lieu chez les Batraciens. Dans tous les cas le sang revient dans le système veineux. Partout, les vaisseaux s'y ramifient par des *rete mirabile*, dont le rôle est inconnu.

La composition des gaz contenus dans la vessie natatoire montre bien que ce n'est pas un poumon, où le sang vient respirer l'air en nature. Alors même que le poisson est resté plusieurs mois sans pouvoir atteindre la surface de l'eau, ces gaz ont la composition suivante :

Azote	81 à 98
Oxygène	70 à 20
Acide carbonique	0,6 à 2,5 et 7

Ces gaz s'exhalent très certainement du sang et de la lymphe qui circulent dans les parois.

La vessie natatoire ne joue en définitive qu'un rôle hydrostatique permettant à l'animal de prendre diverses positions dans l'eau. En comprimant la partie antérieure ou postérieure de la vessie, le centre de gravité est déplacé, et la tête s'abaisse ou s'élève par rapport à la queue.

Arrivons maintenant à l'étude de l'appareil pulmonaire proprement dit. On doit y distinguer toujours deux parties :

1° Les voies respiratoires ;

2° Les poumons.

Connexion des voies respiratoires et de la cavité buccale. — D'après le type primitif, les conduits aériens proprement dits commencent à la partie postérieure de la bouche, au début de l'œsophage. Ce sont les connexions mêmes de la vessie natatoire. On les trouve chez les Dipneustes. Dans ce cas, la cavité buccale tout entière joue le rôle de conduit aérien.

Chez les Batraciens, les Reptiles et les Oiseaux, une communication s'établit entre les fosses nasales et la bouche. La respiration peut alors s'effectuer la bouche close, par l'intermédiaire des narines. Le trajet des aliments et celui des gaz destinés aux poumons ont alors une origine différente. Mais dans toute la région postérieure de la bouche, ces deux trajets se confondent, ce qui permet de diviser la cavité buccale en deux régions, une région *orale*, en avant du conduit naso-buccal, une région *pharyngienne*, en arrière de ce conduit.

Enfin chez les Mammifères la séparation est plus complète, quoique pas absolue; la voûte du palais sépare en effet le conduit aérien (fosses nasales) de la bouche. En arrière, la cloison s'arrête, mais est cependant prolongée encore par un appendice charnu, qui pend comme un voile au fond de la bouche. C'est la *luette* ou *voile du palais*. En arrière de ce voile, se trouve le *pharynx*, carrefour où aboutissent les fosses nasales, la bouche, la trachée artère et l'œsophage.

Le trajet suivi par les aliments est tout à fait différent de celui des gaz, et les deux voies ne font que se croiser au niveau de ce carrefour (fig. 607, E).

L'utilité de la disposition qui rejette en arrière l'ouverture des fosses nasales dans la bouche est évidente, puisqu'elle permet à l'animal de respirer pendant toute la durée de la mastication.

Généralités sur le développement ontogénique et phylogénique du poumon. — Les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères

respirent toujours par des poumons, et ne possèdent de branchies à aucun moment de la vie post-embryonnaire. Toutefois, à l'intérieur de l'œuf, l'embryon montre des fentes branchiales, correspondant aux arcs branchiaux précédemment décrits. Elles sont au nombre de quatre et disparaissent bientôt sans laisser de traces.

Comme toujours, le développement phylogénétique du poumon se calquant sur son développement embryogénique, nous devons dire quelques mots de la formation du poumon de l'Homme.

Il apparaît d'abord comme une simple poche impaire, due à une involution de l'intestin (endoderme et mésoderme). Plus tard se produit un étranglement longitudinal médian, qui a pour effet de former deux poches, une à droite, l'autre à gauche, s'ouvrant par une ouverture commune dans le tube digestif, sans interposition d'aucun canal. Ce n'est que dans un troisième stade que se développe un canal aérien, la *trachée artère*, servant d'intermédiaire. Celle-ci d'ailleurs porte à son origine un organe différencié, le *larynx*, et se divise postérieurement en deux canaux secondaires, aboutissant chacun à un poumon, les *bronches*. Tout le reste du développement a pour effet d'augmenter la surface respiratoire.

L'épiderme entodermique forme, à cet effet, des replis limitant des *alvéoles*, plus ou moins profondes. Celles-ci, d'abord largement ouvertes dans la vaste cavité pulmonaire, deviennent de plus en plus indépendantes, pendant que cette dernière se rétrécit.

Ainsi se forment des *lobules primitifs*, communiquant chacun avec la bronche primaire par un canal spécial (*bronche secondaire*).

On peut décrire alors le poumon, comme le résultat de la division d'un canal aérien, la bronche, qui se ramifie à la manière d'un arbre, et dont chaque rameau aboutit à un *lobule primitif*. Enfin ce lobule lui-même ne garde pas ses parois lisses et celles-ci se divisent en une multitude d'alvéoles ou vésicules pulmonaires, qui s'ouvrent toutes dans la cavité du lobule. La surface respiratoire s'augmente ainsi dans de telles proportions qu'elle atteint chez l'homme environ 200 mètres carrés.

Les intervalles des lobules sont comblés par du tissu conjonctif développé aux dépens du mésoderme, et où viennent se ramifier de nombreux vaisseaux. Le poumon apparaît ainsi sous la forme d'un organe massif.

Il nous reste à étudier maintenant avec un peu plus de détail les variations propres à chaque groupe.

Nous étudierons d'abord l'appareil respiratoire proprement dit, pour reprendre ensuite l'étude du larynx.

Poumons des Dipneustes. — A part l'irrigation, que nous avons déjà étudiée, il n'y a pas de différence appréciable entre l'appareil pulmonaire des Dipneustes et une vessie natatoire.

C'est un sac, absolument simple chez le *Ceratodus*, incomplètement divisé en deux par un septum médian dans le *Protopterus*.

Il communique avec le pharynx par une dilatation sacciforme intermédiaire, comme cela avait déjà lieu dans le *Lepidosteus*, sans qu'on puisse y reconnaître ni une trachée, ni un larynx.

Enfin la paroi intérieure est couverte de replis, qui rappellent encore ceux du *Lepidosteus*, surtout dans le *Ceratodus*, où ils affectent une disposition absolument régulière.

Poumons des Batraciens. — Parmi les Batraciens, les *Pérennibranches*, en particulier les genres *Proteus*, *Menobranchus*, etc., ne réalisent pour la plupart aucun progrès. La trachée n'existe pour ainsi dire pas. Les poumons eux-mêmes sont des sacs à parois lisses. Ils sont très allongés, et leur partie moyenne s'étire en une sorte de canal, diminuant ainsi encore la surface respiratoire.

Chez la plus grande partie des *Urodèles*, les canaux aériens font encore complètement défaut. Ils sont très courts chez les *Anoures*. Seuls, par exception, les *Gymnophiones* et les animaux des deux genres *Siren* et *Amphiuma* ont une trachée bien différenciée, longue de 4 à 5 centimètres. Elle est soutenue par des pièces cartilagineuses diversement disposées. Chez les *Siren*, ce sont de petits cartilages irréguliers, placés en deux séries, dédoublées à la partie postérieure. Chez l'*Amphiuma*, elles se réunissent en deux bandes cartilagineuses continues, dentées sur leur ligne médiane. Enfin, chez les *Gymnophiones*, la disposition en anneaux, qui sera constante dans les groupes élevés, apparaît déjà nettement.

Quant aux poumons eux-mêmes, ils restent longs et étroits chez tous les *Pérennibranches*, comme nous l'ont montré déjà les genres *Proteus*, etc. Ils s'étendent jusqu'au cloaque, mais cela ne compense pas la réduction de surface due à leur étroitesse. Les *Siren* et *Amphiuma* ont encore à cet égard une certaine supériorité, par les nombreux replis que présentent les parois pulmonaires, et qui produisent des alvéoles régulières, déjà présentes chez certains Poissons.

Ces alvéoles se retrouvent dans tous les Batraciens adultes, mais n'existent pas dans la plupart des larves, notamment dans l'Axolotl, dont les poumons sont absolument lisses.

La forme des poumons, dépendant de celle du corps, est très

variable. Allongés dans les *Urodèles* et les *Gymnophiones*, ils sont au contraire ovales chez les *Anoures*, où ils se terminent en pointe.

Sauf chez les Anoures où ils sont égaux et symétriques, les poumons sont souvent inégalement développés. Chez les *Gymnophiones* notamment le poumon gauche n'a que quelques millimètres, tandis que le droit atteint jusqu'à 8 centimètres.

Le revêtement épithélial varie suivant les points considérés. Les cellules sont plates au fond des alvéoles; elles sont au contraire cylindriques et ciliées sur le sommet des replis et dans les canaux aériens.

Appareil respiratoire des Reptiles. — Chez les Reptiles, la trachée et les bronches sont toujours complètement développées. Partout elles sont soutenues par des cartilages, qui souvent forment des anneaux complets. Dans d'autres cas, les anneaux res-



Fgi. 568. — Schéma des poumons des Batraciens et des Reptiles. A, Ophidiens; B, Grenouille; C, Chéloniens.

tent ouverts à leur partie antérieure, où le cartilage est remplacé par un ligament élastique.

Les poumons sont très diversement conformés et nous montrent tous les passages entre le poumon alvéolaire des Batraciens et le poumon vésiculaire des Oiseaux et des Mammifères. Ils réalisent un énorme progrès, dû sans aucun doute à la vie exclusivement aérienne de ces animaux, et à la disparition presque complète de la respiration cutanée, si active chez les Batraciens.

Ce sont les *Sauriens* qui sont sous ce rapport les moins différenciés. Leur poumons, symétriques et pairs, sont allongés et en rapport avec la forme du corps. Ce sont des sacs, à parois minces et transparentes, relevées à l'intérieur de replis limitant des alvéoles, beaucoup plus serrées à la partie antérieure, et visibles à l'extérieur sous forme d'un léger filigrane.

Quelques Sauriens s'écartent de cette forme fondamentale. Chez l'*Amphisbæne*, la cavité centrale est presque complètement obstruée par un réseau anastomosé de trabécules. De plus les con-

nexions avec la trachée sont particulièrement curieuses. La trachée est un tube long et mince, qui descend jusqu'à l'extrémité des poumons, et donne naissance à droite et à gauche à toute une série de rameaux secondaires parallèles, qui aboutissent au poumon.

Le poumon des *Caméléons* (fig. 569) ressemble à celui des Lacertiliens par la minceur et la transparence de ses parois. Cependant sa partie antérieure est remplie par un réseau trabéculaire, et divisée par des cloisons longitudinales en trois parties distinctes, qui reçoivent chacune un rameau de la bronche (*a*, *b*, *c*). Ces cloisons, complètes à la partie antérieure, deviennent de moins en moins nettes et finissent par disparaître en arrière où se trouve une vaste cavité entièrement libre. Enfin le caractère le plus intéressant est la formation, sur les faces interne et ventrale, de prolongements longs et minces en forme de doigts de gants (*v*), qu'on a comparés aux sacs aériens des Oiseaux. Ils peuvent se gonfler d'air, et, lorsque l'animal est inquiété, ils augmentent notablement son volume.

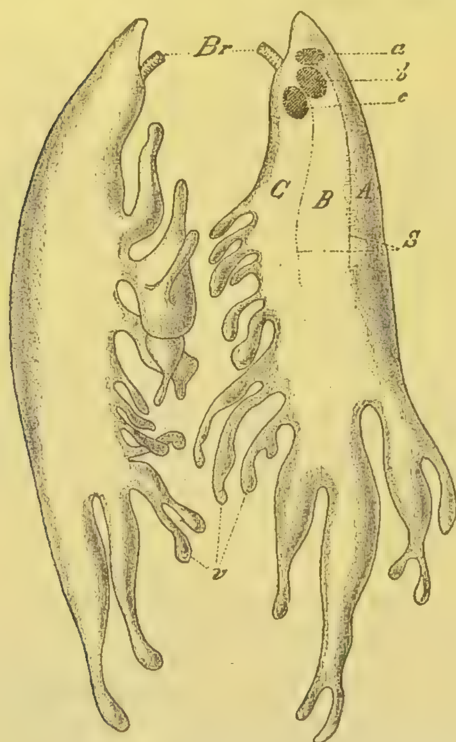


Fig. 569. — Poumons de *Chamæleo vulgaris*. — *Br*, bronches; *A*, *B*, *C*, les trois cavités en lesquelles est divisée la partie supérieure du poumon par les cloisons *S*; *a*, *b*, *c*, orifices de la bronche dans chacun des trois sacs; *v*, vésicules aérifères (Wiedersheim).

Les *Ophidiens* ont un poumon unique, le poumon droit; le poumon gauche est nul ou rudimentaire. La structure est la même que celle que nous avons décrite chez les Sauriens. Mais un point est remarquable : c'est que la partie postérieure, au lieu d'être spongieuse comme la région antérieure, est au contraire absolument lisse. Cette région recevrait même du sang artériel, et ne servirait donc pas à la respiration.

Chez les *Chéloniens* et les *Crocodiliens*, le type change complètement. La cavité pulmonaire se divise en sacs secondaires, et la bronche se divise en plusieurs rameaux dont chacun se rend à un des sacs.

Chacun de ces derniers est lui-même alvéolaire, et peut être comparé à un poumon de Batracien. Ainsi se constitue un nouveau mode de structure du poumon, plus compliqué que celui que nous avons vu jusqu'ici, et plus parfait par suite de l'accroissement de la surface respiratoire. Il va nous conduire directement au poumon des Mammifères et des Oiseaux.

POUMONS DES OISEAUX. — Chez ces derniers, les poumons, toujours au nombre de deux, sont des organes massifs situés à droite et à gauche, dans la partie supérieure de la cavité du tronc, tout contre la colonne vertébrale et les côtes, auxquelles ils sont attachés. Mais le fait capital présenté par l'appareil respiratoire des Oiseaux est la présence de sacs aériens, répartis dans tout le corps, et qui ne sont que des dépendances de l'appareil respiratoire. Les bronches principales ne se terminent pas dans les poumons ; elles les traversent de part en part pour apporter l'air dans les sacs aériens.

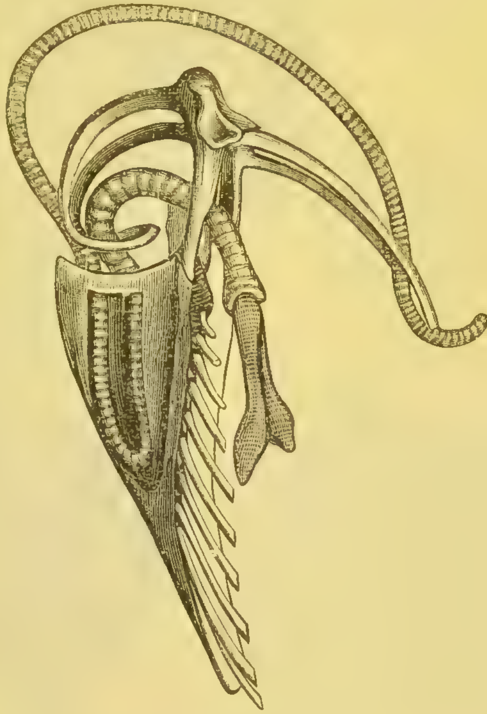


Fig. 570. — *Cygnus musicus.* — Position de la trachée à l'intérieur du bréchet dont la moitié gauche a été enlevée.

La trachée-artère et les bronches sont toujours bien développées et soutenues par des anneaux cartilagineux complets, qui ont une tendance remarquable à s'ossifier. La longueur de la trachée peut varier dans d'énormes proportions. Dans quelques types, elle atteint une dimension considérable, et vient se loger dans la crête du sternum, creusée à cet effet d'une cavité centrale (*Cygne*, *Grue*) (fig. 570).

D'autres fois, c'est entre les muscles pectoraux et la peau qu'elle se place, comme dans le Manucode, où elle fait jusqu'à 6 tours avant de prendre sa direction définitive.

Arrivée dans le poumon, la bronche s'y prolonge, toujours volumineuse, sans changer de direction. Elle constitue la *bronche principale*. Vers son extrémité, elle se bifurque, en donnant une *bronche latérale externe*. Sur son trajet, partent de 4 à 6 *bronches divergentes*, qui prennent toutes naissance non loin

du point où la bronche primaire pénètre dans le poumon. Toutes ces bronches donnent, sur leur trajet, naissance à des conduits beaucoup plus étroits, qui se ramifient à leur tour, et vont se

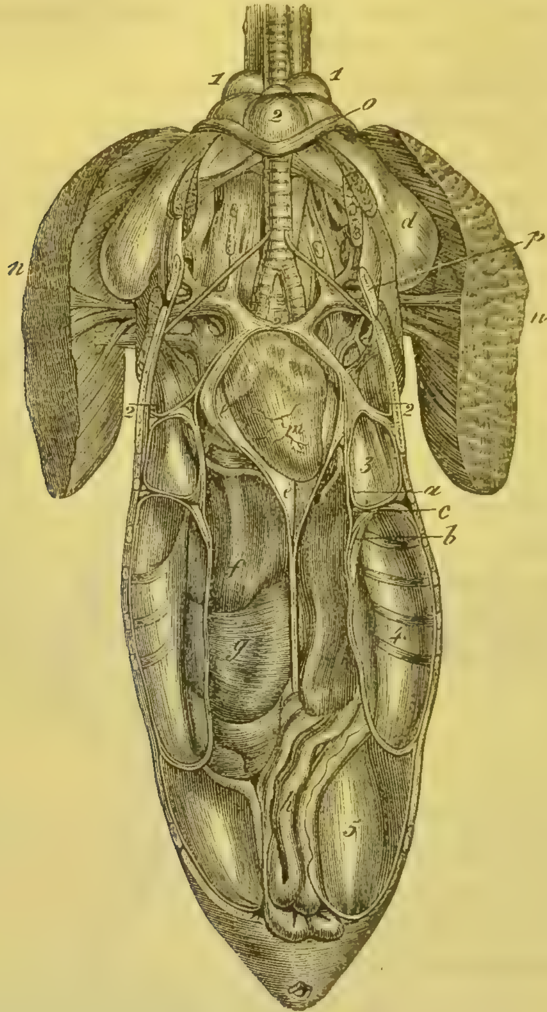


Fig. 571. — Vue générale des sacs aériens du Canard, ouverts par leur partie inférieure et montrant leurs rapports avec les principaux viscères : *1*, extrémité antérieure des sacs cervicaux; *2*, sac (thoracique) supracoracoïdien; *3*, sacs diaphragmatiques antérieurs; *4*, sacs diaphragmatiques postérieurs; *5*, extrémité postérieure des sacs abdominaux; *a*, parois du sac diaphragmatique antérieur; *b*, paroi du sac diaphragmatique postérieur; *c*, coupe du diaphragme thoraco-abdominal; *d*, prolongement sous-pectoral du sac supracoracoïdien; *e*, péricarde; *f*, foie; *g*, gésier; *h*, intestin; *m*, cœur; *n*, muscle grand pectoral; *o*, clavicules; *p*, coupe des coracoïdes.

terminer ainsi dans une multitude de vésicules, où se fait l'échange de gaz qui constitue la respiration.

Les grosses bronches traversent le poumon de part en part, en ressortent par des orifices visibles à la surface antérieure de l'organe, et se rendent dans les sacs aériens. Ceux-ci, en général

au nombre de neuf, sont entièrement indépendants les uns des autres.

Pour comprendre leur disposition (fig. 571), il est nécessaire d'indiquer que le cœur, le foie, et l'intestin sont logés dans une cavité séparée du reste de la cavité générale par une double cloison fibreuse (x), attachée en arrière à la colonne vertébrale, en avant à la paroi ventrale du corps.

La région postérieure du corps, à partir du cœur, est ainsi divisée longitudinalement en trois cavités : l'une médiane, contenant les organes ci-dessus indiqués, les deux autres latérales, ne contenant aucun organe, mais en connexion avec les poumons.

Tout à fait en arrière, dans la cavité médiane, se trouvent deux premiers sacs aériens symétriques : les *sacs abdominaux*, où aboutissent les bronches principales. Leur extrémité postérieure est visible sur la figure, en *5*. Chacune des cavités latérales présente deux cloisons, formant ainsi deux autres sacs, les *sacs diaphragmatiques antérieur* (*3*) et *postérieur* (*4*). Ce dernier reçoit l'air de la bronche latérale; quant au premier, l'air y arrive directement par un orifice latéral de la troisième bronche divergente, qui en ce point rase la surface interne du poumon.

Au-dessus de la cloison antérieure, se trouve un vaste sac impair (*2*) placé entre les organes thoraciques, et auquel on donne le nom de *sac supracoracoïdien*. Il communique latéralement avec deux appendices, les *sacs pectoraux* (*p*) qui n'en sont qu'une dépendance, et doivent former avec lui un seul et même sac. Il reçoit la plupart des bronches divergentes. Enfin, sur le côté de la trachée, à l'origine du cou, se trouvent deux autres petits sacs, les *sacs cervicaux* (*1*), recevant la première bronche divergente. Ces sacs aériens sont de vraies dépendances du poumon, et naissent comme des prolongements creux du sac pulmonaire. Ils croissent rapidement, et se montrent sur les organes voisins, en se soudant à leurs parois.

Leur rôle est évidemment en rapport avec la locomotion aérienne de l'oiseau; ils sont d'autant moins développés que l'animal est meilleur voilier. Toutefois on n'est pas bien fixé sur la façon dont ils aident au vol.

Pour compléter cet ensemble, les sacs aériens donnent naissance à une multitude de cavités irrégulières, qui se glissent sous la peau, entre les muscles, partout enfin où existe un vide interstitiel, et, fait plus important, dans la cavité même des os. On dit que les os des Oiseaux sont *pneumatiques*. La moelle osseuse qui existe toujours chez les jeunes est résorbée plus tard, et le

canal médullaire est rempli par de l'air, qui allège ainsi notablement les os. Les os du crâne reçoivent directement l'air par les fosses nasales ou par leurs dépendances, la trompe d'Eustache et la cavité du tympan.

La pneumaticité varie beaucoup, suivant l'aptitude au vol des diverses espèces. Chez l'Apteryx, le Pingouin, et les oiseaux qui ne volent pas, les os du crâne seuls sont pneumatiques.

En général, outre ces os, l'humérus, le sternum, le coracoïde, une partie de la colonne vertébrale, les côtes, souvent même le fémur, sont creux. Enfin dans les cas les plus remarquables, les cavités à air se retrouvent dans toute la colonne vertébrale, et jusqu'aux extrémités de l'aile et des doigts de pieds, jusqu'enfin sous la peau, et dans les racines des plumes.

Appareil respiratoire des Mammifères. — Le poumon des Mammifères se distingue de celui des autres Vertébrés au point de vue de sa forme extérieure, en ce qu'un certain nombre d'incisions divisent sa masse en lobes secondaires. Ceux-ci n'existent jamais dans les autres classes, où le poumon est tout d'une pièce. Ces lobes n'ont d'ailleurs aucune importance au point de vue morphologique; ils sont extrêmement variables et les deux poumons sont à cet égard différemment construits. Ils n'existent pas chez les Cétacés, l'Éléphant, le Cheval et quelques autres types. Les lobes n'ont pas de rapport bien précis avec le mode de ramification des bronches.

Celui-ci nous est bien connu par les importantes recherches d'Æby. L'artère pulmonaire pénètre dans le poumon, au-dessous de la bronche primaire et rejoint bientôt celle-ci, pour l'accompagner dans son trajet, sur le côté dorsal, pendant que la veine pulmonaire suit le côté ventral. Avant d'être rejointe par l'artère, la bronche a donné naissance à des bronches secondaires. On appelle *système épartériel* l'ensemble de celles-ci, réservant le nom de *système hypartériel* à celles qui naissent au-dessous. Les premières sont disposées sur une seule série, les secondes sur deux séries, une externe, l'autre interne.

Chez les Mammifères, le système épartériel est fort réduit. Il compte au plus une bronche qui peut partir soit de la trachée soit de la bronche primaire. Encore celle-ci manque-t-elle parfois, soit sur l'un des poumons, soit sur les deux. Le lobe supérieur du poumon indique en général le domaine de la bronche épartérielle. On s'est servi de ce fait pour déterminer l'homologie des lobes dans les poumons de l'Homme. Le droit est divisé en trois lobes, le gauche en deux. C'est que le poumon gauche n'a pas de bronches épartérielles. Le lobe supérieur manque, et c'est

au lobe moyen droit qu'est homologue le lobe antérieur du poumon gauche.

Les poumons des Mammifères sont enveloppés par une séreuse, la *plèvre*, dont l'un des feuillets (feuillet pariétal) est appliqué sur la cage thoracique, l'autre (feuillet viscéral) sur le poumon. C'est au point de pénétration de la bronche que les deux feuillets se rejoignent. Entre les deux, se trouve une cavité, qui a pour effet d'empêcher toute adhérence entre le poumon et la paroi du thorax.

Larynx. — Le larynx est la partie supérieure de la trachée-artère. C'est en même temps, lorsque l'animal possède la propriété d'émettre des sons, l'organe de la voix. Il est, dans tous les types, formé par un ensemble de cartilages, réunis par des muscles, qui les rendent plus ou moins mobiles les uns par rapport aux autres.

Il n'y a pas, à proprement parler, de larynx chez les Dipneustes. L'ouverture de la trachée est bordée par un anneau cartilagineux, sur lequel s'insèrent les fibres divergentes d'un muscle dilatateur, sans que celui-ci soit contre-balancé par un sphincter.

C'est chez les Batraciens qu'apparaît le larynx pour la première fois.

Dans tout le groupe des Urodèles, l'orifice de la trachée est, en effet, entouré par deux cartilages symétriques qui, à cause du peu de développement de la trachée, sont le plus souvent les seuls cartilages des canaux aérifères. Ils représentent les *cartilages aryténoïdes* des Vertébrés supérieurs.

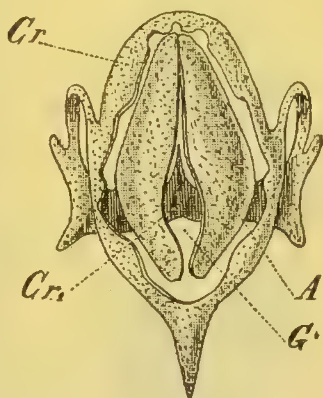


Fig. 572. — Cartilages du larynx de *Rana esculenta*, vu par la partie supérieure : *Cr*, cartilage cricoïde; Cr_1, sa commissure inférieure; A, cartilages aryténoïdes; G, place de la glotte.

Chez tous aussi, existe un *muscle dilatateur* du larynx et de la trachée, lorsque celle-ci est développée. C'est le seul qui existe dans les représentants les moins élevés du groupe, le Protée, le Ménobranche, etc. Dans les autres se développe un second muscle, à la face interne des deux cartilages. En se contractant, il rapproche ceux-ci, et agit comme constricteur de l'orifice trachéen.

Mais, à la vérité, c'est là un organe fort peu différencié, et qui mérite à peine le nom de *larynx*. Chez les Anoures, la complication est bien plus grande. Trois cartilages entrent dans la constitution du larynx (fig. 572).

Deux d'entre eux sont symétriques et pairs (*A*). Ils sont placés à droite et à gauche de la longue fente trachéenne que, grâce à leurs extrémités recourbées, ils entourent complètement. Ce sont les *cartilages aryténoïdes* qui existaient déjà chez les Urodèles. Un troisième vient s'y ajouter, le *cartilage cricoïde* (*Cr*). Il a la forme d'un anneau allongé entourant les deux premiers. Mais ce qu'il offre de tout particulier, c'est la présence, sur ses deux bords latéraux, de deux prolongements qui se recourbent en dessous, et s'unissent l'un à l'autre en formant une baguette transversale (Cr_1), de façon à donner au cartilage l'aspect d'une boucle de jarretière.

C'est entre cette baguette et la partie postérieure de l'anneau que passent les voies aériennes, tandis qu'une membrane fibreuse unit cette même baguette à la partie antérieure.

Le larynx est placé entre les deux cornes postérieures de l'hyoïde qui jouent un rôle important dans ses mouvements. Les muscles qui servent à les effectuer sont au nombre de six :

1° Une paire de *muscles dilatateurs* s'insérant d'une part à l'extrémité des cornes de l'hyoïde, d'autre part sur les aryténoïdes ;

2° Deux sphincters constricteurs entourant les deux aryténoïdes ;

3° Une paire de constricteurs indirects s'insérant encore aux cornes de l'hyoïde, et de l'autre côté en avant des deux aryténoïdes. Ce muscle agit comme adducteur des deux cornes, qui enserrent, comme les deux mors d'une pince, le larynx, et resserrent son ouverture.

A l'intérieur du larynx, attachées aux deux extrémités de chacun des aryténoïdes, se trouvent deux replis longitudinaux, situés en regard l'un de l'autre. Ces replis sont les cordes vocales. Ils ne sont nullement musculaires, et sont presque exclusivement formés de cellules conjonctives et de fibres élastiques.

Le son qu'ils produisent est renforcé, dans les mâles de quelques types, par des dilatations, en forme de sac, de la muqueuse du plancher

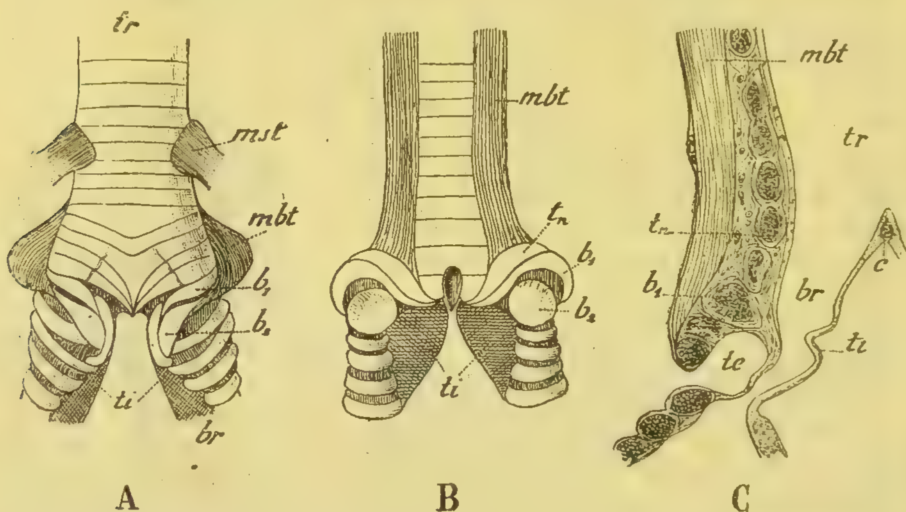


Fig. 573. — Syrinx de *Gallinago scolopacina,* vu de la partie antérieure. — B, le même, vu de la partie postérieure. — C, coupe frontale du syrinx de *Crex pratensis.* (La moitié droite seule est dessinée.) — *br*, bronches ; b_1, b_2, leurs deux premiers anneaux ; *tr*, trachée ; t_n, son dernier anneau ; *te*, membrane tympaniforme externe ; *ti*, membrane tympaniforme interne ; *c*, chevalet ; *mbt*, *mst*, muscles broncho- et sterno-trachéaux (Wunderlich).

buccal, tantôt paires, tantôt impaires. Elles ne se gonflent qu'au moment où l'animal se met à crier.

Larynx des Reptiles. — Peu intéressant est le larynx des Reptiles dont le squelette est, comme chez les Batraciens, formé par deux cartilages aryténoïdes, et un cartilage cricoïde en forme d'anneau sans parties adventives. Il est, en réalité, formé par la fusion d'un certain nombre d'anneaux trachéens. Sa place est très variable. Chez les Chéloniens et les Crocodiliens, il est logé dans une gouttière de l'hyoïde, dont les cornes s'étendent loin en arrière. Chez les Serpents, il est situé très en avant, près du bord libre antérieur de la langue. Cette situation a une importance capitale chez ces animaux où la déglutition est très lente, pour que cet acte ne gêne en aucune façon la fonction respiratoire.

Le larynx ordinaire est, chez les Oiseaux, fort peu développé. Les cartilages sont les mêmes que ceux des Reptiles, mais tout à faits réduits. Le cricoïde n'est pas fermé à sa partie postérieure. Les aryténoïdes se soudent entre eux en avant, et s'attachent en arrière aux deux branches du cricoïde, de façon à être fort peu mobiles.

Cette réduction s'explique par le fait que cet organe ne sert pas à la voix. Le chant des Oiseaux est dû à un *larynx inférieur* ou *syrinx*, situé au point

d'union de la trachée et des bronches, et à la formation duquel concourent les derniers anneaux de la trachée et les trois premiers des deux bronches. Ceux-ci se soudent en une sorte de caisse qu'on appelle le *tambour*. Son ouverture inférieure, qui conduit dans les bronches, est divisée en deux par une baguette osseuse transversale et médiane qu'on peut appeler le *chevalet*. (fig. 573, *c*). De ce chevalet part, à droite et à gauche, une membrane qui, des deux côtés, se dirige vers le bas, pénètre dans les bronches, où elle va s'attacher aux premiers anneaux bronchiques plus ou moins modifiés. Cette membrane, tendue ainsi, et fixée par son milieu au chevalet, est la *membrane tympaniforme interne* (*ti*). Souvent, elle se continue un peu au-dessus du chevalet, pour former, saillant dans la trachée, un repli membraneux, le repli semi-lunaire.

Une seconde membrane, occupant les faces ventrale et latérale des bronches, est tendue entre le deuxième et le troisième anneau. C'est la *membrane tympaniforme externe* (*te*).

Ces deux membranes peuvent être tendues plus ou moins fortement à l'aide de muscles spéciaux s'insérant sur les anneaux cartilagineux, et forment ainsi un appareil vibrant qui, par des tensions diverses, peut rendre des sons de hauteurs variées. Il n'est pas étonnant de constater que l'appareil musculaire est d'autant plus compliqué que le chant de l'Oiseau est lui-même plus varié. Chez les Oiseaux chanteurs, il en existe jusqu'à six paires. Dans quelques cas, se produisent des dilatations en forme de sac sur les parois du larynx. Elles servent de résonnateurs.

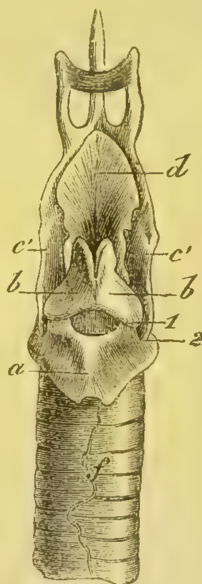


Fig. 574. — Larynx de Cheval, vu par la partie postérieure : *a*, cricoïde; *b*, aryténoïdes ; *c'*, plaques latérales du thyroïde; *d*, épiglotte ; au-dessus, l'os hyoïde ; 1, 2, articulation du cricoïde avec les cartilages voisins. (CHAUVEAU.)

LARYNX DES MAMMIFÈRES. — Le larynx des Mammifères présente et dans le squelette et dans les muscles, une bien plus grande différenciation que tout ce que nous avons vu jusqu'ici.

Aux cartilages aryténoïdes et cricoïde, que nous avons seuls rencontrés jusqu'ici, vient s'en ajouter un autre, le *cartilage thyroïde*, formant une sorte de bouclier, qui recouvre en avant tout l'appareil vocal. Ce cartilage, originellement formé de deux pièces paires, est, sauf chez les Monotrèmes, impair. Au lieu d'être homologue, comme les autres cartilages, aux anneaux de la trachée, il paraît dérivé du squelette viscéral dont il représenterait les arcs 4 et 5. Le larynx est toujours lié à l'os hyoïde au-dessous duquel il est placé. Il est donc en connexion avec la base de la langue. En arrière de celle-ci, se développe une grosse languette de fibro-cartilage, dérivée de la sous-muqueuse pharyngienne, l'*épiglotte*. Disposée presque verticalement, mais un peu inclinée en arrière, elle fait saillie en avant et au-dessus de l'orifice du larynx, pareille au couvercle d'une boîte qui serait à moitié levé. Son rôle est de protéger le canal trachéen pendant la déglutition, surtout au passage des liquides. Elle manque chez les Siréniens. Mais chez les vrais Cétacés, elle se développe en un long tube ; en même temps que les cartilages aryténoïdes, ce tube vient s'engager dans les arrière-narines. De la sorte, les deux conduits respiratoire et digestif sont entièrement séparés. Le même résultat est atteint chez le Cheval d'une autre façon. Le voile du palais se prolonge, en effet, jusqu'au larynx, et vient entourer la base de l'épiglotte, établissant ainsi la continuité des voies aériennes.

Les muscles moteurs sont nombreux et très spécialisés. Chez l'Homme, ils sont au nombre de neuf. Les cordes vocales, au nombre de deux, sont des

replis tendus entre le cartilage thyroïde et les cartilages aryténoïdes. Elles sont formées en grande partie par un muscle dont la contraction tend plus ou moins le repli, tandis que d'autres muscles, faisant mouvoir les cartilages aryténoïdiens, donnent à l'orifice de la glotte des formes variables. Ainsi se produisent des sons divers, dont les qualités sont encore modifiées par les variations de forme que peuvent présenter les cavités buccale, nasale, en un mot les cavités sus-glottiques. Parmi celles-ci, quelques-unes sont propres au larynx. Ce sont les *ventricules de Morgagni*. Ces cavités, chez l'Homme et plusieurs autres Mammifères, sont formées par la présence de deux replis placés au-dessus des cordes vocales, et semblables en apparence à celles-ci. Mais elles n'ont rien de musculaire, ne servent pas à la phonation, et ce n'est que par un abus de langage qu'on les désigne sous le nom de *cordes vocales supérieures*.

Les ventricules de Morgagni présentent quelquefois des dilatations appendiculaires, qui apparaissent à l'extérieur du larynx sous forme de poches pendues au-dessous de cet organe. Elles sont notamment développées chez le Chimpanzé, où elles sont au nombre de trois. Ce sont de simples organes de résonance.

CHAPITRE XVIII.

VERTÉBRÉS. — APPAREIL CIRCULATOIRE

L'appareil circulatoire des Vertébrés constitue un système absolument clos. A l'état le plus simple (POISSONS), il se compose :

1° D'un *cœur* à 2 cavités (oreillette et ventricule); 2° d'un système d'*artères* menant le sang du cœur aux diverses parties du corps ; 3° d'un système de *veines* le ramenant au cœur; 4° d'un système de *capillaires* faisant communiquer les artères avec les veines ; ce sont les *capillaires généraux.*

En un point du système artériel se trouve interposé l'appareil respiratoire, que traverse tout le sang en allant du cœur aux tissus. Il s'y constitue un second système de capillaires, qu'on désigne du nom de *capillaires pulmonaires.* A mesure qu'on s'élève dans la série, cet appareil se complique et se perfectionne : le perfectionnement aboutissant à ceci : l'appareil respiratoire se constitue à l'état de domaine vasculaire indépendant, et cesse d'être interposé dans le trajet direct du cœur aux tissus. Nous aurons l'occasion de voir, chez les *Batraciens* et les *Reptiles*, plusieurs phases de ce perfectionnement. Chez les *Oiseaux* et les *Mammifères*, la séparation est complète. Le sang, qui part du cœur pour aller aux tissus et de là revenir au cœur, ne passe pas par le poumon. Ce n'est que dans un second voyage qu'il part de nouveau du cœur, s'engage dans un autre système de canaux, dépendant de l'*artère pulmonaire*, et traverse le poumon d'où il retourne au cœur par les *veines pulmonaires.* Il n'y a alors jamais dans le cœur mélange du sang oxygéné au sang désoxygéné. Il existe dès lors deux circuits dans l'appareil circulatoire ; chacun d'eux part du cœur et y revient, mais le premier a pour domaine les poumons, c'est le circuit de la *petite circulation;* l'autre a pour domaine tout le corps : c'est la *grande circulation* (fig. 575).

Au point de vue des propriétés du sang qu'il renferme, on peut diviser autrement l'ensemble de l'appareil circulatoire. Après avoir traversé les capillaires pulmonaires, le sang est oxygéné ; il ne perd son oxygène qu'au niveau des capillaires généraux ; dans la moitié du trajet le sang est donc oxygéné ; dans l'autre, il est dépourvu d'oxygène. Les deux routes du sang ne sont jamais mélangées ; à cet effet le cœur est divisé en deux parties :

la partie droite contient du sang désoxygéné, la partie gauche du sang oxygéné ; chacune des deux parties a deux cavités : une oreillette et un ventricule. On peut donc considérer l'organe central de la circulation des Oiseaux et des Mammifères comme formé de deux cœurs unis l'un à l'autre : le cœur droit renferme du sang désoxygéné, le cœur gauche du sang oxygéné.

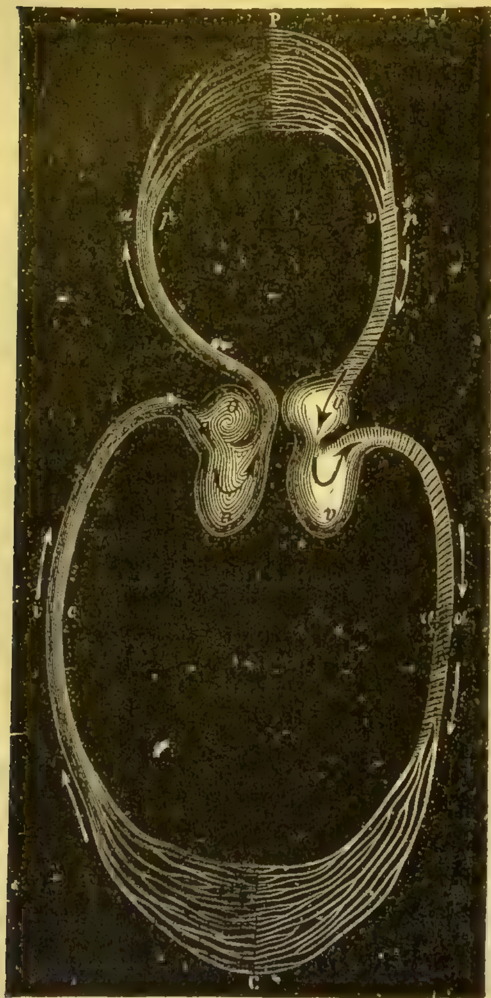


Fig. 575. — Schéma de l'appareil circulatoire des Oiseaux et des Mammifères : *o*, oreillettes ; *v*, ventricules ; *a*, artères ; *C*, capillaires généraux ; *ve*, veines ; *ap*, artère pulmonaire ; P, capillaires pulmonaires ; *vp*, veines pulmonaires.

Après avoir indiqué ces quelques traits généraux, il nous reste à voir quelles sont les diverses formes de l'appareil circulatoire dans les divers groupes de Vertébrés.

Nous étudierons d'abord le cœur et les principaux vaisseaux, pour revenir ensuite sur l'étude des circulations particulières.

A. **Poissons** (Pl. VI). — Chez tous les Poissons il y a une homogénéité presque parfaite au point de vue de l'appareil circulatoire :

Le cœur est entouré d'un péricarde, qui n'est qu'une portion différenciée du cœlome, avec lequel, dans les types primitifs (Sélaciens, *Chondraganoïdes*), il communique par un petit canal. Le cœur se compose de deux parties : une oreillette (*O*) et un ventricule (*V*), communiquant par un orifice auriculo-ventriculaire.

L'oreillette reçoit le sang d'un vaste *sinus veineux* (*S*) qui semble n'en être que le prolongement, mais qui est placé en dehors du péricarde. Quoique unique, elle a déjà une tendance à se diviser en deux parties juxtaposées, correspondant aux deux grosses veines latérales.

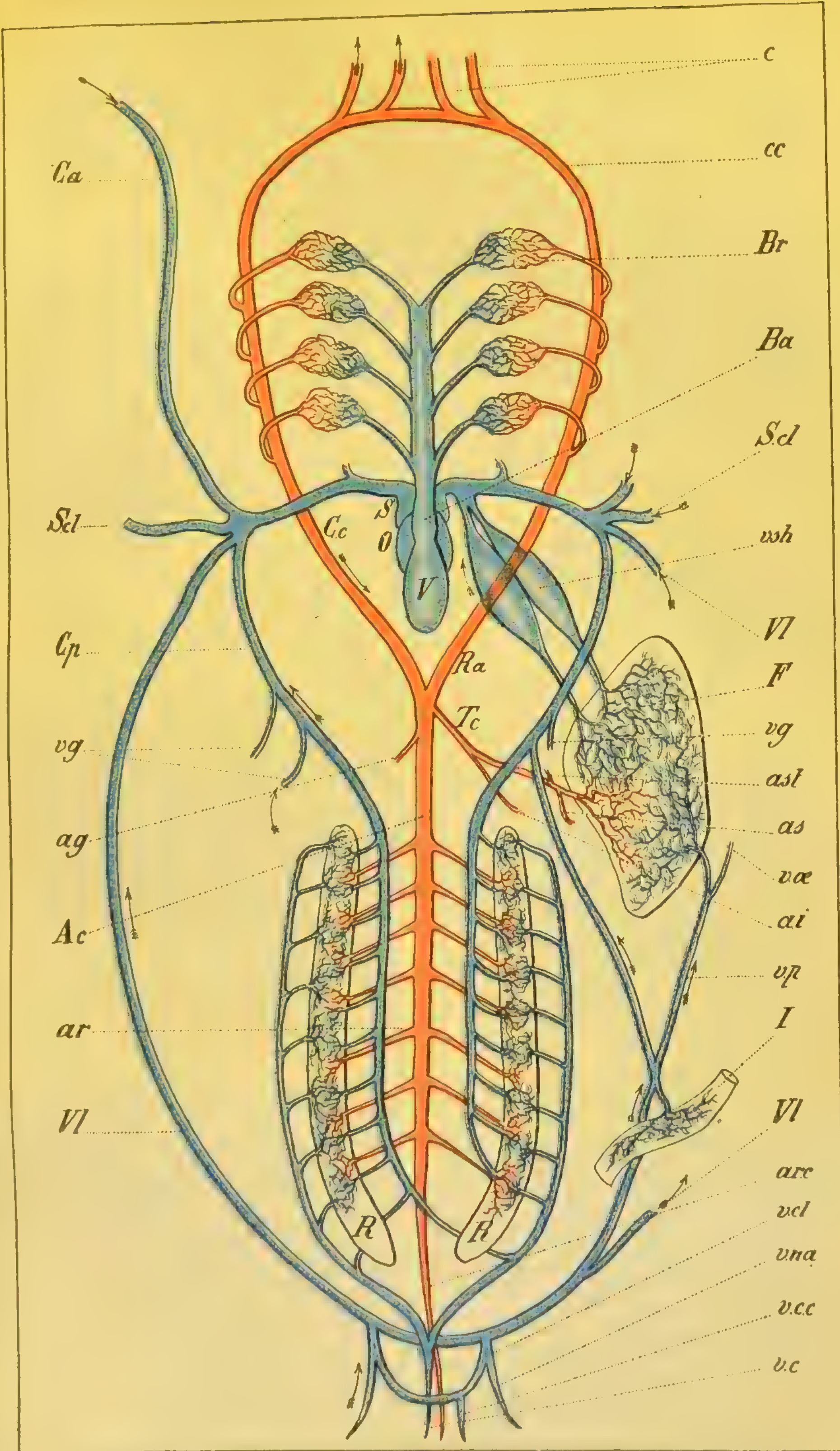
PLANCHE VI

SCHÉMA DE L'APPAREIL CIRCULATOIRE DES POISSONS.

PLANCHE VI

SCHÈMA DE L'APPAREIL CIRCULATOIRE DES POISSONS

O, oreillette; **V**, ventricule; **Ba**, bulbe aortique; **Br**, réseau branchial; **cc**, cercle céphalique; **c**, carotides; **Ra**, racines aortiques; **Ac**, aorte commune; **ag**, artère génitale; **Tc**, tronc cœliaque; **ai**, artère intestinale; **ast**, artère stomacale; **as**, artère splénique; **ar**, artères rénales; **arc**, artère caudale; **vc**, veine caudale; **vcc**, veine cutanée de la queue; **vna**, veines des nageoires abdominales; **vcl**, veines cloacales; **Vl**, grande veine latérale; **vp**, veine porte; **vœ**, veine œsophagienne; **vg**, veines génitales; **vsh**, veines sus-hépatiques; **Scl**, veine sous-clavière; **Ca**, veine cardinale antérieure; **Cp**, veine cardinale postérieure; **Cc**, canal de Cuvier recevant, outre les veines précédentes, les veines de Duvernoy; **S**, sinus veineux; **I**, intestin; **F**, foie; **R**, rein.



Paul Méry del. J.-B. Baillière et fils.

Schéma de l'appareil circulatoire des Poissons.

L'orifice auriculo-ventriculaire est muni d'une valvule, formée de deux lames membraneuses (il y en a quatre dans l'*Amia*, six dans le *Polypterus* et le *Lepidostus*) ; elle permet le passage du sang de l'oreillette dans le ventricule, mais empêche son reflux en sens inverse. Des *valvules sigmoïdes* existent aussi à l'orifice de sortie du ventricule, ou orifice artériel. Une seule artère s'échappe du ventricule. Elle occupe la ligne médiane ventrale du corps, et se dirige en avant.

Chez les Sélaciens et les Ganoïdes, la portion initiale de cette artère est renflée et fortement musculeuse. C'est le *cône artériel*, qui contient 3 ou 4 étages de valvules en nids de pigeon, dont chacun possède de 2 à 9 valvules, empêchant le reflux du sang

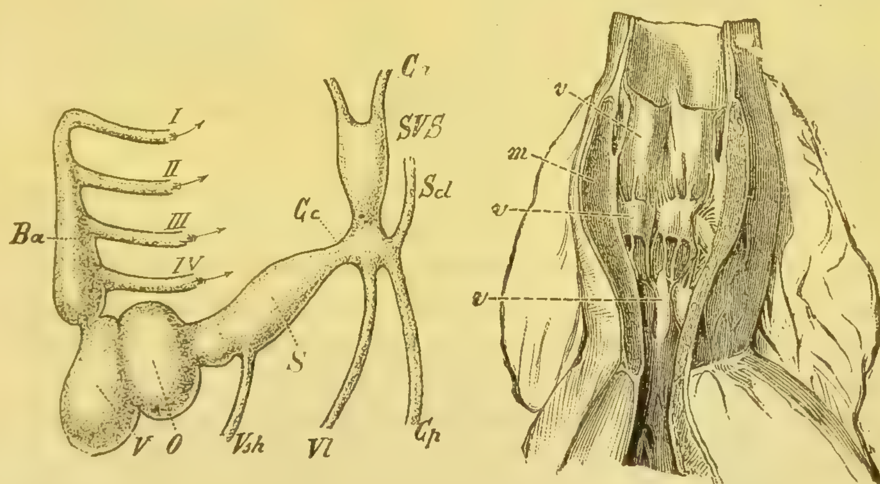


Fig. 576. — Schéma de la portion centrale de l'appareil circulatoire des Poissons. — *SVS*, sinus des veines cardinales antérieures ; *I-IV*, les quatre arcs aortiques ; les autres lettres comme dans la planche VI.
Fig. 577 — Bulbe aortique de *Lamna* ouvert pour montrer les trois rangs de valvules, *v*, et l'épaisse paroi musculaire, *m* (Huxley).

dans le ventricule (fig. 577). Ce cône artériel n'existe pas chez les Téléostéens, l'aorte ne présente qu'un court *bulbe aortique*, dont les valvules sigmoïdes correspondent à celles de l'étage supérieur chez les Sélaciens.

L'aorte primitive donne naissance à droite et à gauche aux *vaisseaux branchiaux* (fig. 576, *I-IV*). Ceux-ci naissent par paires et en nombre correspondant à celui des branchies. Ce nombre, en général de 4 paires, peut donc varier, suivant les types, de 3 à 7 paires. Ces vaisseaux se résolvent en capillaires dans les branchies, et le sang hématosé sort de l'appareil respiratoire par un nombre de vaisseaux égal à celui des vaisseaux qui l'ont amené.

Les vaisseaux efférents ou *épibranchiaux* débouchent dans les deux *racines aortiques*, courant parallèlement, l'une à droite,

l'autre à gauche (Pl. VI, *RA*). En avant, ces deux aortes sont réunies par une anastomose transversale, le *cercle céphalique* (*cc*) d'où partent les carotides (*c*) : *carotides externes*, dans le prolongement des racines aortiques ; *carotides internes*, plus rapprochées de la ligne médiane.

C'est dans ce vaisseau circulaire qu'aboutit l'*artère hyoïdienne* venant de la pseudobranchie, et recevant le sang du premier vaisseau épibranchial.

En arrière, les racines aortiques se réunissent en une *aorte commune* médiane (*Ac*), qui donne naissance à un grand nombre d'artères, dont la principale est l'*artère cœliaque* (*Tc*), destinée à l'irrigation de la rate et des viscères dépendant de l'appareil digestif.

Il faut encore citer les *artères rénales* (*ar*) nombreuses, et les *artères génitales* (*ag*). A la partie postérieure, l'aorte est enfermée dans un canal formé par les prolongements ventraux de la colonne vertébrale (arcs hémaux).

Le sang désoxygéné est ramené au sinus veineux par deux canaux symétriques, les canaux de Cuvier (*Cc*), où se rassemble le sang de toutes les parties du corps. De la tête, le sang revient par les *veines cardinales antérieures* (*Ca*) ; de la région thoracique par les *veines sous-clavières* (*Scl*) ; les veines de la région abdominale sont plus compliquées :

1° Une partie du sang traverse les reins (*système porte rénal*) et arrive au sinus veineux par la *veine cardinale postérieure* (*Cp*) ; 2° une autre partie y arrive directement par les *grandes veines latérales* (*Vl*) ; 3° enfin une troisième partie arrive dans la *veine porte hépatique* (*vp*), qui collige le sang de l'intestin et le mène dans le foie (*système porte hépatique*). Il en sort par les veines sus-hépatiques, qui arrivent directement au sinus veineux (*vsh* et fig. 576, *Vsh*).

Des anastomoses unissent d'ailleurs ces divers systèmes et permettent au sang des trajets assez variables.

Circulation des Dipneustes (fig. 578). — La transformation de l'appareil respiratoire chez les Dipneustes entraîne une modification consécutive dans l'appareil circulatoire. L'oreillette se divise en deux parties par une cloison fibreuse, musculaire et incomplète chez le *Lepidosiren* : la cavité droite, recevant le sang du poumon, plus une certaine quantité de celui qui revient du corps, renferme du sang mixte ; la cavité gauche reçoit le reste du sang veineux, sans mélange.

A son tour le ventricule est divisé par une cloison en deux parties correspondant aux deux oreillettes. Mais cette cloison,

toujours incomplète, n'empêche pas d'une façon absolue le mélange des deux sangs.

Enfin, le cône artériel lui-même présente un septum médian, qui le divise en deux rampes, communiquant chacune avec une des parties du cœur. Cette cloison est un peu contournée en spirale, si bien que, sagittale à la base du cône artériel, elle devient à son sommet parallèle au plan frontal, et les deux rampes sont placées l'une devant l'autre. La rampe communiquant avec la cavité gauche du cœur conduit aux deux premiers arcs aortiques, la rampe droite aux deux arcs aortiques postérieurs. La cloison est incomplète chez le *Ceratodus*. De cette disposition il résulte que les deux premiers arcs aortiques reçoivent, par la partie gauche du cœur, du sang en partie artérilisé dans le poumon, — si toutefois celui-ci fonctionne —, ou plus exactement du sang mélangé; les deux derniers arcs reçoivent du sang noir sans mélange. Le vaisseau afférent du poumon tire son origine du 4[e] vaisseau branchial efférent; il contient donc du sang déjà oxygéné dans les branchies. Celui-ci, après avoir traversé le poumon, revient au cœur, et est transporté de nouveau dans les branchies des deux premières paires. Dans le cas où le poumon ne fonctionne pas, la circulation est donc identique à celle des Poissons, le poumon recevant du sang oxygéné, comme un organe quelconque du corps. Si le poumon fonctionne au contraire, la circulation des Dipneustes est tout à fait comparable à celle des Batraciens, et en particulier des Pérennibranches.

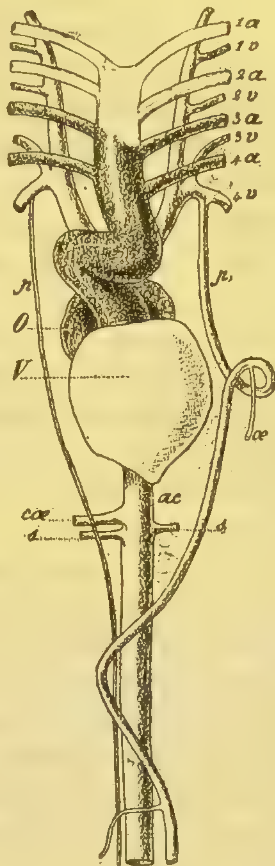


Fig. 578. — Appareil central de la circulation de *Ceratodus*. — *O*, oreillette; *V*, ventricule; *1a*, ..., *4a*, artères branchiales; *1v*, ..., *4v*, veines branchiales; *p*, artère pulmonaire droite; *p'*, artère pulmonaire gauche; *ac*, aorte commune; *ci*, carotide interne; *cœ*, tronc cœliaque; *œ*, artère œsophagienne (1); *s*, s_1, sous-clavières droite et gauche (Boas).

(1) Il en part sans doute aussi une, de l'artère droite.

B. **Batraciens.** — Le cœur des BATRACIENS présente des rapports étroits avec celui des Dipneustes.

Il est, sauf chez les *Gymnophiones*, placé dans la région tout à fait antérieure de la cavité générale, et présente toujours 3 cavités : deux oreillettes et un ventricule unique. Les deux oreillettes sont tout à fait distinctes chez les *Anoures;* mais la cloison qui les sépare peut être percée, chez les *Urodèles*, d'orifices qui font communiquer les deux cavités. Le sinus veineux est lui-même divisé en deux parties, correspondant chacune à une oreillette.

Ces deux parties sont fort inégales : la plus petite, placée à gauche, reçoit le sang de la veine pulmonaire ; c'est du sang oxygéné. La plus grande reçoit le sang veineux qui revient du corps par les veines caves. Le ventricule est toujours unique, bien que, chez les *Anoures*, il présente déjà un rudiment de cloison médiane. Le sang s'échappe du ventricule par l'intermédiaire d'un cône artériel, rappelant celui des Sélaciens et des Dipneustes, auquel fait suite le tronc aortique proprement dit. Trois valvules séparent le ventricule du cône artériel ; quatre ferment l'entrée du tronc aortique.

De celui-ci partent les arcs aortiques, dont la disposition varie beaucoup suivant les types auxquels on s'adresse, mais dont l'étude comparative est extrêmement importante :

Dans la période larvaire, au moment où le jeune Batracien possède des branchies, il existe quatre paires d'arcs aortiques, partant tous du tronc aortique en des points rapprochés les uns des autres, au lieu d'être espacés comme chez les Poissons (Planche VII, fig. **B**). Bien que le sang artériel de l'oreillette gauche et le sang veineux de l'oreillette droite arrivent l'un et l'autre dans le ventricule commun, les divers arcs ne reçoivent pas identiquement un mélange égal des deux sangs : Un septum longitudinal, disposé comme celui des Dipneustes, divise en effet le bulbe aortique en deux rampes : la rampe antérieure, qui part de la partie gauche du ventricule, communique avec les deux premiers arcs aortiques ; tandis que la rampe postérieure va de la partie droite du cœur aux deux arcs aortiques postérieurs. Le sang artériel de l'oreillette gauche arrive le premier dans le ventricule, et se rend dans la rampe gauche, qu'il rencontre tout de suite sur son trajet et qui lui offre un passage plus facile. Il se rend donc surtout aux deux premiers arcs. Le sang veineux de l'oreillette droite, trouvant la rampe gauche déjà remplie, ne peut plus prendre que la rampe droite, et arrive par suite aux arcs postérieurs.

Des quatre arcs, les trois premiers se rendent aux branchies (Br_{1-3}) (au nombre de trois, on se le rappelle, chez les Têtards);

PLANCHE VII

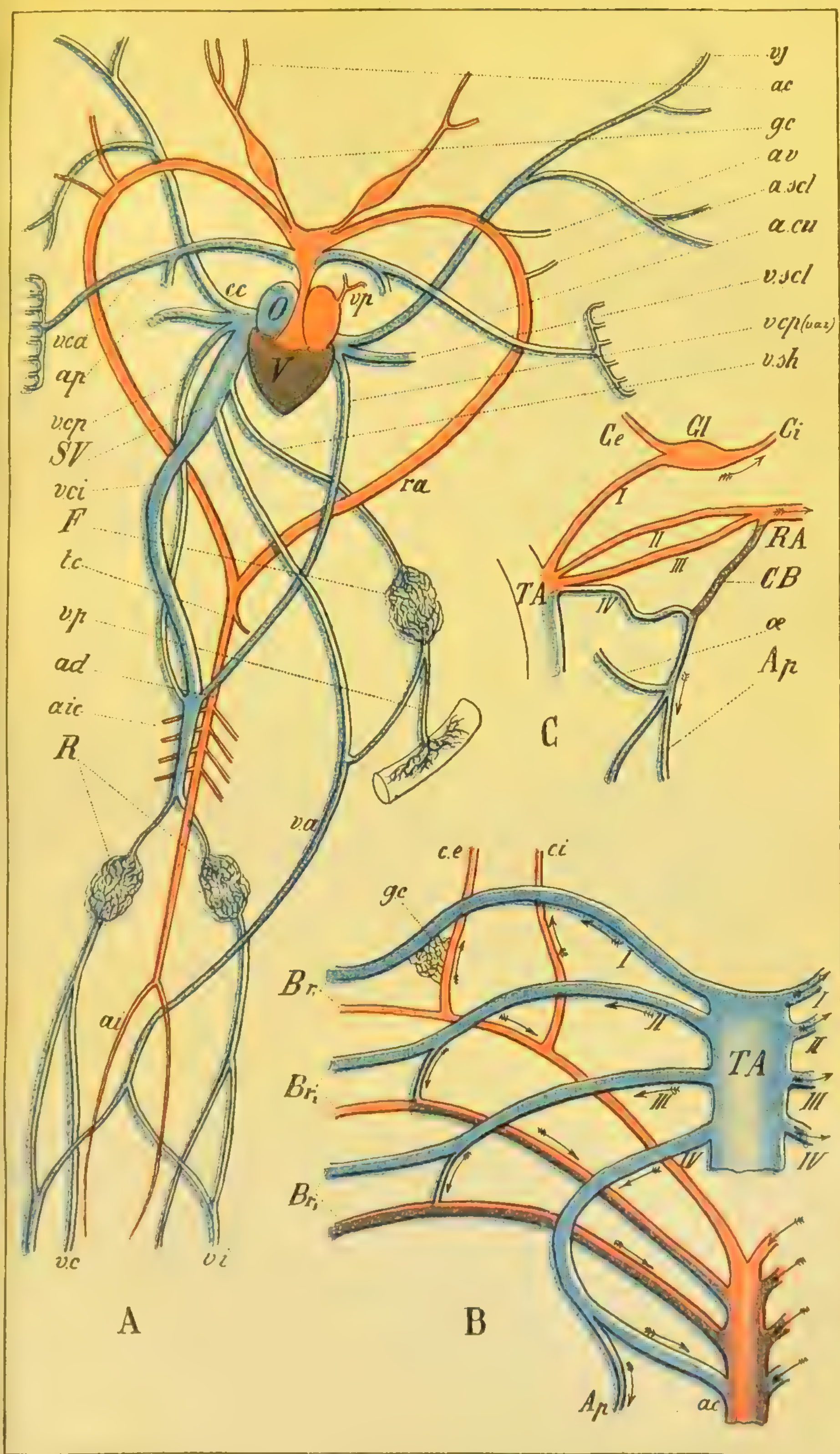
SCHÉMA DE L'APPAREIL CIRCULATOIRE DES BATRACIENS.

PLANCHE VII

SCHÉMA DE L'APPAREIL CIRCULATOIRE DES BATRACIENS.

A, schéma de la circulation des Anoures.
B, schéma de la circulation des Têtards et des Pérennibranches.
C, schéma de la circulation des Urodèles.

O, oreillette; **V**, ventricule; **TA**, tronc aortique commun ; I, II, III, IV, les quatre arcs aortiques ; $\mathbf{Br_1}$, $\mathbf{Br_2}$, $\mathbf{Br_3}$, vaisseaux branchiaux; **Gl** et **gc**, glande carotidienne; **ac**, artère carotide; **ce**, carotide externe ; **ci**, carotide interne; **RA** et **ra**, racines aortiques; **CB**, canal de Botal; **av**, artère vertébrale; **a. scl**, artère sous-clavière ; **a.cu**, artère cutanée; **œ**, artère œsophagienne; **ac,ad**, aorte commune; **tc**, tronc cœliaque ; **aic**, artères intercostales ; **ai**, artères iliaques ; **vc**, veines caudales; **vi**, veines iliaques; **R**, réseau du système porte rénal; **va**, veine abdominale; **vp**, veine porte hépatique; **F**, réseau du système porte hépatique; **v.sh**, veine sus-hépatique; **vci**, veine cave inférieure; **vcp**, veine cardinale postérieure (=veine azygos); **vj**, veine cardinale antérieure (= veine jugulaire); **v.scl** veine sous-clavière; **SV**, sinus veineux; **cc**, canal de Cuvier; **ap** et **Ap**, artère pulmonaire; **vp**, veine pulmonaire.



Paul Méry del. J.-B. Baillière et fils.

Schéma de l'appareil circulatoire des Batraciens.

le sang s'hématose dans ces organes, et en sort par trois veines branchiales qui se réunissent entre elles, pour former la racine aortique droite. Le quatrième arc aortique (*IV*) aboutit directement dans la racine aortique. Il ne va donc pas à une branchie, mais c'est de lui que part l'artère pulmonaire (*Ap*), dont le sang, après avoir traversé les capillaires du poumon, revient directement dans l'oreillette gauche par la veine pulmonaire.

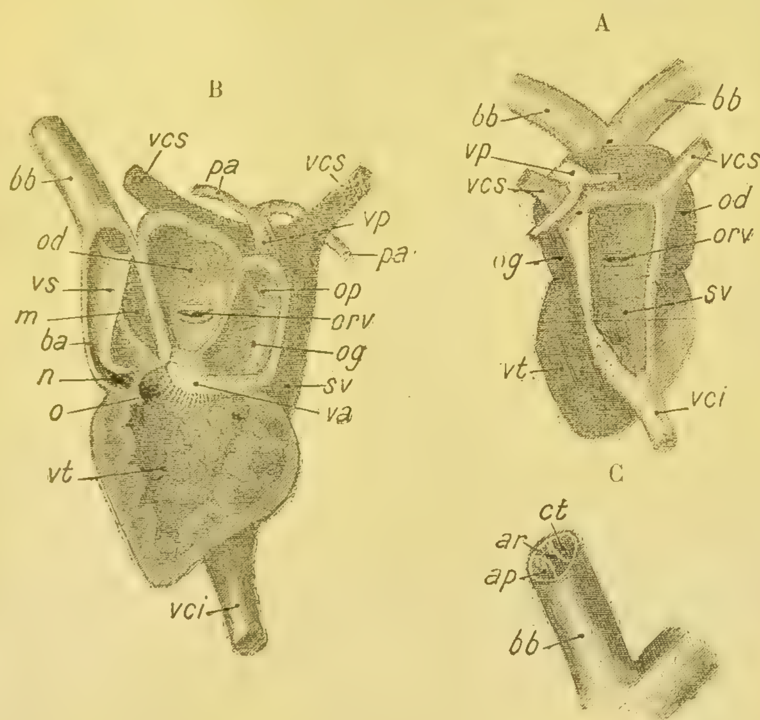


Fig. 579. — Cœur de la Grenouille (*Rana esculenta*). — A, face postérieure (le sinus veineux a été ouvert) : *vci*, veine cave inférieure; *vcs*, veines caves supérieures; *sv*, sinus veineux; *orv*, orifice conduisant dans l'oreillette droite, *od*; *og*, oreillette gauche; *vt*, ventricule; *vp*, veine pulmonaire; *bb*, troncs artériels. — B, coupe du cœur : *va*, valvule de l'orifice auriculo-ventriculaire; *o*, orifice du bulbe ; *ba*, bulbe aortique, coupé pour montrer le septum contourné, *vs*, qui le divise en une rampe aortique *m*, et une rampe pulmonaire *n; pa*, veines pulmonaires; *vp*, leur tronc commun, s'ouvrant en *op*, dans l'oreillette gauche *m;* les autres lettres comme en A. — C, section transversale du tronc artériel *bb : ct*, rampe carotidienne ; *ar*, rampe aortique; *ap*, rampe pulmo-cutanée (Girod).

Les deux racines aortiques se réunissent enfin sur la ligne médiane pour former l'aorte commune (*ac*). C'est de ce dernier vaisseau que partent les artères destinées aux diverses parties du corps; seules, les carotides externes (*ce*) et internes (*ci*) font exception à cette règle; elles partent l'une et l'autre de la première veine branchiale. Les trois premiers arcs aortiques communiquent, en outre, avec la veine branchiale correspondante, par une anastomose qui permet au sang de passer du premier vais-

seau dans le second sans traverser la branchie. Nous verrons bientôt l'importance de ce fait.

Dans le deuxième et le troisième arc, la communication s'établit par l'intermédiaire d'un simple vaisseau ; il n'en est pas de même pour le premier : l'anastomose se fait ici indirectement par un réseau capillaire (*gc*), qui met en relation l'arc aortique avec la carotide externe (*cc*) issue de la veine branchiale.

Que deviennent ces connexions chez les Batraciens adultes? Ce type se conserve à peu près intact chez les *Pérennibranches*, qui gardent toute leur vie leur appareil branchial. Il n'y a à signaler que des modifications de détail ; c'est ainsi que le quatrième arc aortique disparaît chez le *Protée* et le *Ménobranche*, et l'artère pulmonaire part directement de la racine aortique. De même dans certains types, deux arcs aortiques voisins peuvent présenter une origine commune, mais se séparent d'ailleurs à une certaine distance et rentrent ainsi dans le cas général.

Chez les *Urodèles* et chez les *Anoures*, le système aortique subit de plus grandes modifications : Les branchies disparaissent, et le sang pour passer des arcs aortiques dans les veines branchiales suit alors uniquement les anastomoses que nous avons indiquées.

Le quatrième arc, devenu volumineux, forme la continuation directe de l'artère pulmonaire. Chez beaucoup d'Urodèles, il conserve encore sa connexion avec la racine aortique par l'intermédiaire d'un petit canal, le *canal de Botal* (fig. **C**, *CB*). Chez les Anoures, les Tritons, etc., la communication s'oblitère, et le canal se transforme en une grande artère, l'*artère cutanée*, qui va se ramifier sous la peau, et permet au sang qu'elle conduit de s'hématoser à travers les téguments (fig. **A**, *a. cu*).

Les trois autres arcs forment seuls le système aortique. Mais le second prend sur les deux autres une prédominance marquée, il finit par acquérir le même calibre que la racine aortique ; il constitue chez l'adulte la crosse de l'aorte, et on peut dire que du ventricule naissent deux crosses aortiques, une à droite et une à gauche, qui se réunissent postérieurement en une aorte commune (*ad*). Le premier arc aortique cesse de communiquer avec la racine aortique ; il ne semble plus chez l'adulte qu'un rameau de l'aorte proprement dite ; mais il y a simple accolement, et les deux vaisseaux sont distincts dès le bulbe aortique (fig. 579, **C**). Ce premier arc donne naissance aux deux *carotides*, après avoir traversé un bulbe spongieux dont le rôle est encore énigmatique, et qui résulte du développement du réseau anastomotique que nous avons signalé entre le premier arc aortique et la carotide externe. Il est connu sous le nom de glande carotidienne (*gc*).

Reste le troisième arc aortique, c'est le seul des trois arcs qui contienne, on se le rappelle, du sang veineux. Cet arc, quoique fort réduit, persiste chez les Urodèles et mélange avec le sang rouge de l'aorte, une petite quantité de sang noir (1). Chez les Anoures, il s'oblitère complètement. On voit par suite que, dans ce dernier groupe, la circulation est plus régulière, le mélange des sangs plus difficile que dans les Urodèles.

Le système veineux est, au début, assez semblable à celui des Poissons. Le sinus veineux reçoit les deux *canaux de Cuvier*, qui sont eux-mêmes formés par la réunion des deux veines cardinales antérieures (jugulaires + sous-clavières) et des deux cardinales postérieures.

Ces deux dernières ramènent le sang de la partie abdominale, soit directement par la *veine abdominale* (*va*), soit après qu'il a traversé les systèmes portes du rein et du foie. Par la suite, le trajet du sang veineux revenant de la partie abdominale du corps est notablement modifié par la formation d'une volumineuse *veine cave inférieure* (*vci*), que l'on peut considérer primitivement comme la veine efférente du système rénal. Elle prend de beaucoup la prédominance, et va se jeter directement dans le sinus veineux, après avoir reçu la veine abdominale (*va*) et la veine sus-hépatique (*v. sh*).

Les deux cardinales postérieures sont extrêmement réduites, et les canaux de Cuvier, considérés au point de vue de l'anatomie descriptive, peuvent être décrits comme servant au retour du sang de la partie antérieure du corps. Ce sont les *veines caves supérieures;* les deux cardinales postérieures sont décrites, sous le nom de *veines azygos*, comme établissant une relation entre le système veineux abdominal et les veines caves supérieures.

C. **Reptiles.** — Les progrès accomplis dans l'appareil circulatoire persistent et se complètent chez les Reptiles. Les deux oreillettes sont toujours absolument séparées : l'oreillette gauche reçoit le sang oxygéné qui revient du poumon, l'oreillette droite reçoit tout le sang du système veineux général.

Le ventricule est simple chez les Plagiotrèmes et les Chéloniens. Toutefois, une forte saillie musculaire longitudinale (fig. 580 A et B, *a*), part de la paroi ventrale et divise incomplètement la cavité ventriculaire en deux parties : l'une (*Cp*) correspond seulement à l'orifice (*PA*) de l'artère pulmonaire; dans l'autre (*Cv*) prennent naissance à la fois les deux aortes (*R. Ao*, *L. Ao*). Il résulte de cette disposition que le sang de l'oreillette droite, qui arrive le premier dans le ventricule, remplit d'abord

(1) Dans la figure C de la planche VII, ce vaisseau (*III*) doit être teinté en bleu, et non en rouge.

l'artère pulmonaire, plus ouverte, dépourvue de valvules et offrant moins de résistance ; ce n'est qu'alors que le sang artériel qui arrive de plus loin (fig. 580, B), peut pénétrer dans les vaisseaux, et il ne trouve plus que les deux aortes, dans lesquelles il s'engage avec le reste du sang veineux.

La disposition est tout autre chez les CROCODILIENS, dont le ventricule est divisé en deux parties absolument séparées ; mais cette

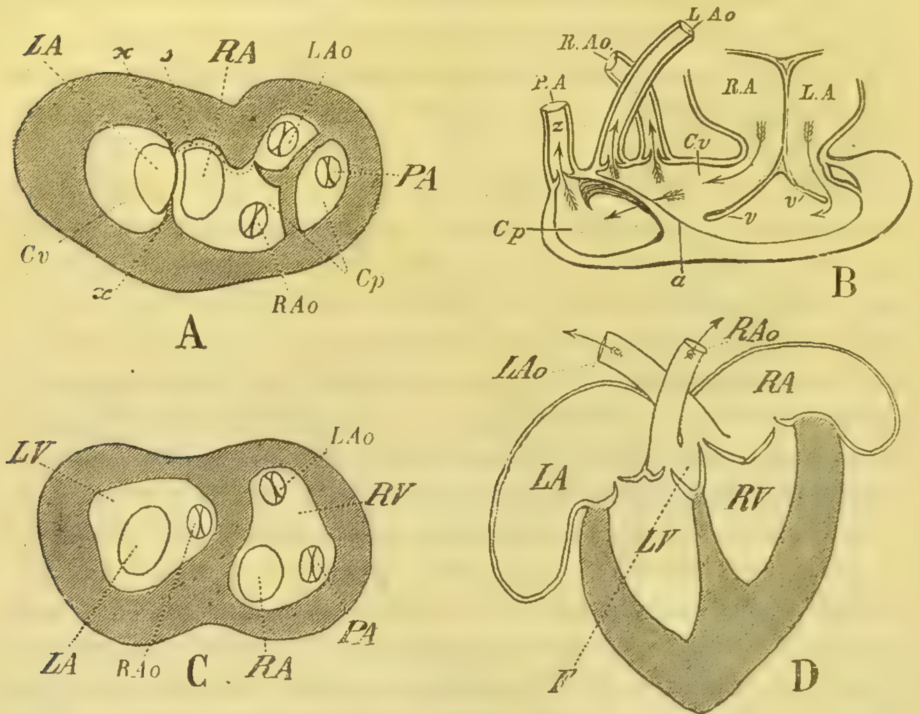


Fig. 580. — Schéma du cœur des Reptiles. — A, *Sauriens*, *Ophidiens* et *Chéloniens* (coupe transversale) ; B, *Id.* (coupe oblique) ; C, *Crocodiliens* (coupe transversale) ; D, *Crocodiliens* (coupe longitudinale). — *RV*, ventricule droit ; *LV*, ventricule gauche ; *RA*, oreillette droite ; *LA*, oreillette gauche ; *RAo*, aorte droite ; *LAo*, aorte gauche ; *PA*, artère pulmonaire ; *v*, *v'*, valvules auriculo-ventriculaires ; *Cv*, partie aortique du ventricule ; *Cp*, partie pulmonaire du même ; *a*, septum incomplet séparant les deux parties ; *x*, indication de la séparation des deux oreillettes ; *s*, ligne ponctuée indiquant la position du septum interventriculaire des Crocodiliens ; *F*, foramum de Panizza des Crocodiliens (B, d'après HUXLEY).

disposition n'est pas la suite directe de ce que nous venons de voir chez les Chéloniens. Le septum ventriculaire ne correspond nullement à la saillie musculaire du ventricule des autres Reptiles. Les deux ventricules correspondent, en effet, l'un à l'aorte gauche seule, l'autre à l'aorte droite et à l'artère pulmonaire.

Une ligne ponctuée indique sur la figure A, la disposition qu'affecte le septum interventriculaire des Crocodiles figuré en C.

On voit que, malgré la division complète du cœur, la disposition

des Crocodiliens s'écarte notablement de celle des Oiseaux et des Mammifères, et on ne saurait se baser sur ce caractère pour établir une parenté des Crocodiliens avec ces deux classes.

Système aortique. — Constamment trois vaisseaux partent du ventricule : l'un, partant toujours de la portion droite du cœur, est l'*artère pulmonaire*, qui se divise bientôt pour se rendre aux poumons. Chez les Crocodiliens, il emmène du sang veineux

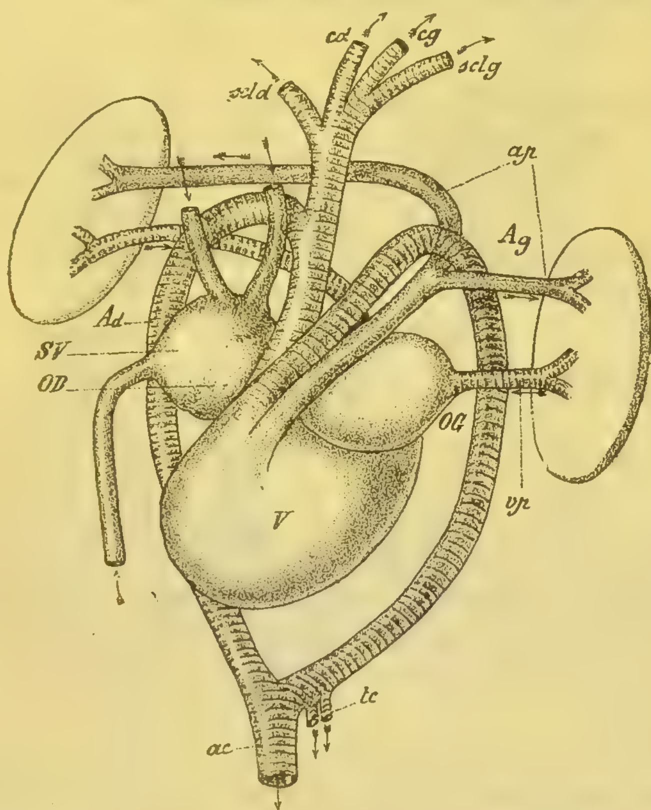


Fig. 581. — Appareil central de la circulation des Tortues : *OD*, oreillette droite ; *OG*, oreillette gauche ; *V*, ventricule ; *Ag*, aorte gauche ; *Ad*, aorte droite ; *ac*, aorte commune ; *scl.d*, *scl.g*, sous clavières ; *cd*, *cg*, carotides ; *tc*, tronc cœliaque ; *ap*, artère pulmonaire ; *vp*, veine pulmonaire ; *SV*, sinus veineux.

pur ; nous avons indiqué comment, chez les autres Reptiles, il en est à peu près de même.

Les deux autres vaisseaux sont les deux crosses aortiques ; leurs connexions sont plus variables et méritent de nous arrêter un peu. Les Chéloniens sont ceux chez lesquels la disposition est la plus simple, sinon la plus primitive (fig. 581). L'aorte qui part de la région gauche du cœur, se dirige en avant en obliquant vers la droite (A*d*) ; elle se recourbe ensuite dorsalement et se rapproche de la ligne médiane ; c'est la crosse aortique droite ;

l'autre, qui sera la *crosse gauche* (A*g*), part de droite, se dirige vers la gauche, croise la première, puis se recourbe à son tour dorsalement, et vient se confondre avec la crosse droite, pour former l'aorte commune (*ac*). Ces deux aortes renferment du sang mélangé, mais il faut se rappeler que le sang oxygéné domine, principalement dans l'aorte droite.

La même disposition se retrouve chez les Ophidiens et parmi les Sauriens, chez les *Varans* et les *Caméléons*.

Fig. 582. — Cœur et gros vaisseaux d'un Lézard. — *OD*, oreillette droite; *OG*, oreillette gauche; *V*, ventricule; *tr*, tronc aortique commun; 1, 2, 1', arcs dépendant de l'aorte droite; *g*, aorte gauche; *RA*, racine aortique; *A*, aorte dorsale; *Ac*, carotides; *Asc*, artères sous-clavières; *Ap*, artère pulmonaire; *J*, veine jugulaire; *Vsc*, veine sous-clavière; *cs*, veine cave supérieure; *ci*, veine cave inférieure.

Chez les autres Sauriens, il y a de chaque côté deux arcs aortiques, comme si chaque crosse s'était dédoublée en deux arcs (l'arc supérieur porte fréquemment le nom d'*arc carotidien*, l'arc inférieur étant la crosse proprement dite) (fig. 582).

En réalité la disposition est un peu plus complexe : il existe, comme chez les Chéloniens, deux aortes, mais tandis que l'aorte gauche reste simple, l'aorte droite, où se trouve le sang le plus oxygéné, se divise en trois branches : l'une à gauche (*1'*) va rejoindre l'aorte gauche; les deux autres branches (*1*, *2*) se dirigent à droite, forment une crosse et se rejoignent ensuite, de façon à constituer

deux arcs symétriques des arcs de gauche. Les racines aortiques se réunissent ensuite, comme chez les Chéloniens, en une aorte dorsale commune.

Enfin, chez les CROCODILIENS, il existe encore deux crosses aortiques : la crosse droite ne communique qu'avec le ventricule gauche, la crosse gauche qu'avec le ventricule droit. Elles renfermeraient donc exclusivement, la première du sang oxygéné, la seconde du sang carboné, se mélangeant seulement dans l'aorte commune. Mais un dispositif spécial vient modifier cette distribution.

Entre les deux troncs artériels existe un orifice de communication, le *foramen de Panizza*, muni de valvules (fig. 580 D, *F*), qui permet le mélange des sangs. Mais il importe encore de préciser. Pour des raisons analogues à celles que nous avons dites à propos des Chéloniens, le sang veineux du ventricule droit commence par remplir l'artère pulmonaire, ce n'est que le surplus qui passe dans l'aorte gauche. Tout le sang du ventricule gauche passe au contraire dans l'aorte droite. Lorsque la contraction des ventricules a chassé le sang dans les deux aortes, les valvules du foramen s'abaissent et établissent la communication entre les deux crosses ; mais la pression sanguine, très faible dans la crosse gauche, est au contraire considérable dans la crosse droite, il en résulte qu'une partie du sang oxygéné de celle-ci passe dans la crosse gauche, l'inverse n'est pas possible. La crosse droite renferme donc du sang artériel pur, la crosse gauche du sang mélangé. Cette distribution est donc constante chez tous les Reptiles.

Ces diverses variations du système aortique trouvent leur explication complète, si on étudie le développement embryogénique (fig. 583, A et B). L'embryon possède en effet 5 paires d'arcs aortiques se développant successivement, émanant d'un tronc impair commun, et aboutissant latéralement dans deux racines aortiques, dont la réunion forme l'aorte commune.

Du 5e arc part l'artère pulmonaire. Le système pulmonaire se sépare de bonne heure du système aortique, par le procédé que nous avons indiqué chez les Batraciens.

Le 4e arc forme les deux crosses aortiques. La crosse gauche se sépare du reste du système aortique et acquiert une origine distincte.

Les deux premiers arcs disparaissent en général, leurs anastomoses longitudinales persistent seules et forment les 2 carotides internes et les 2 carotides externes. Le 3e arc persiste et établit la communication de la carotide externe avec l'aorte droite. En général l'anastomose qui établissait une communication entre les extrémités distales du 3e et du 4e arc s'oblitère. Elle ne persiste que chez les Sauriens (fig. 583 A, *d*), ce qui entraîne la présence des deux crosses aortiques que nous avons signalées de chaque côté, chez ces animaux.

Les vaisseaux qui partent du système aortique sont assez constants. Ce sont d'abord les deux carotides, carotides externes et

internes. Chez la plupart des Sauriens, elles partent par des troncs distincts des deux crosses aortiques antérieures (fig. 582).

Chez les Sauriens qui n'ont pas une double crosse et chez tous les autres Reptiles (fig. 581), les carotides partent toutes d'un tronc commun, issu de l'aorte droite, et ne contiennent par suite que du sang artériel.

Les sous-clavières, qui sont destinées à l'irrigation des mem-

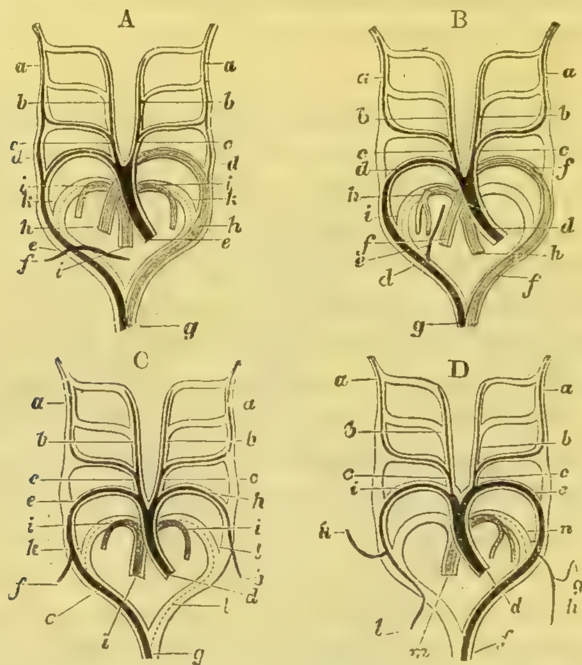


Fig. 583. — Schéma de la transformation des arcs aortiques chez les Amniotes. — A. *Lézards*. *a*, carotide externe; *b*, carotide interne; *c*, carotide primitive; *d*, anastomose des 3e et 4e arcs; *e*, aorte droite; *f*, sous-clavière; *g*, aorte dorsale; *h*, aorte gauche; *i*, artère pulmonaire; *k*, rudiment du canal de Botal entre l'artère pulmonaire et le système de l'aorte dorsale. — B. *Serpents*. *a*, *b*, *c*, comme en A; *d*, aorte droite; *e*, artère vertébrale; *f*, aorte gauche; *h*, artère pulmonaire; *i*, canal de Botal. — C. *Oiseaux*. *a*, *b*, *c*, comme en A; *d*, aorte; *e*, quatrième arc droit (crosse de l'aorte); *f*, sous-clavière droite; *g*, aorte dorsale; *h*, sous-clavière gauche; *i*, artère pulmonaire; *k*, *l*, canaux de Botal. — D, *Mammifères*. *a*, *b*, *c*, *d*, comme en C ; *e*, quatrième arc gauche (crosse de l'aorte); *f*, aorte dorsale; *g*, artère vertébrale gauche; *h*, sous-clavière gauche ; *i*, sous-clavière droite ; *k*, vertébrale droite; *l*, artère mammaire ; *m*, artère pulmonaire ; *n*, canal de Botal (RATHKE).

bres antérieurs, manquent chez les Serpents. Chez tous les autres, elles partent également de l'aorte droite. Chez les Sauriens (fig. 582, *Asc*), leur origine est rejetée en arrière, tout près du point où l'aorte droite va rencontrer l'aorte gauche. Elles partent au même niveau, quelquefois même (Varan) par un tronc commun.

Chez les *Crocodiliens*, la sous-clavière droite part du tronc carotidien, qui porte dès lors le nom de tronc brachio-céphalique

droit; la sous-clavière gauche part isolément, d'un point voisin.

Enfin il importe de citer le tronc cœliaque destiné aux viscères abdominaux. Il part généralement de l'aorte commune, sauf chez les Tortues, où il part encore de l'aorte droite.

D. **Oiseaux et Mammifères.** — Dans ces deux classes, la régularisation de l'appareil circulatoire est complète ; la séparation des deux oreillettes et des deux ventricules est accomplie ; le cœur gauche est tout entier occupé par du sang artériel, le cœur droit par du sang veineux. Il n'y a en aucun point mélange des deux sangs. Le cœur des Vertébrés à sang chaud se déduit tout naturellement de celui des Sauriens et des Chéloniens, par la transformation de la saillie musculaire en un septum complet; les deux crosses aortiques de ces Reptiles existent dans l'embryon ; mais leurs orifices se confondent et elles naissent par un tronc commun qui prend naissance daus le ventricule gauche; l'artère pulmonaire prend au contraire naissance dans le ventricule droit.

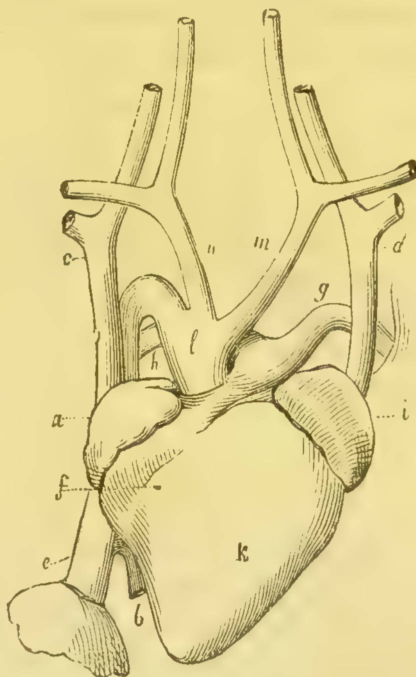


Fig. 584. — Cœur de la Poule: *a*, oreillette droite ; *b*, veine cave inférieure; *c*, veine cave supérieure droite; *d*, veine cave supérieure gauche; *e*, veine porte, à l'extrémité de laquelle est un lambeau du foie; *f*, ventricule droit; *g*, *h*, artères pulmonaires ; *i*, oreillette gauche ; *k*, ventricule gauche ; *l*, aorte ; *mn*, troncs brachio-céphaliques.

Les deux crosses ne persistent d'ailleurs pas l'une et l'autre ; la crosse droite s'atrophie chez les Mammifères, tandis que c'est la crosse gauche chez les Oiseaux ; leur extrémité proximale persiste seule, ainsi que la sous-clavière à laquelle chacune donnait naissance. Aussi doit-on décrire simplement chez les Mammifères une aorte gauche unique, chez les Oiseaux au contraire une aorte droite. Les figures 583, C et D, indiquent les transformations subies par les arcs aortiques dans ces deux classes.

Dans les deux classes, mais surtout chez les Oiseaux, le ventricule gauche, qui doit envoyer le sang dans tout le corps, doit avoir une plus grande force que l'autre. Aussi ses parois ont-elles une bien plus forte épaisseur. Sa cavité même est plus vaste. Chez les Oiseaux, elle occupe l'axe du cœur, et le ventricule

droit est disposé autour, de façon que sur une coupe transversale du cœur, sa section forme un croissant à droite du ventricule gauche.

Les orifices auriculo-ventriculaires sont munis d'un certain nombre de valves qui empêchent le sang de refluer du ventricule vers l'oreillette. On peut les décrire comme des lames membraneuses attachées au bord de l'orifice auriculo-ventriculaire et flottant librement dans le ventricule. Sur leurs faces externes, s'implantent des cordons tendineux qui les attachent aux parois du ventricule.

Ces valvules sont, comme le montre leur origine, des dépendances de la paroi du ventricule.

Au début, en effet, la paroi du ventricule n'est pas constituée par une masse compacte, mais par un réseau de travées musculaires dont les mailles communiquent avec la cavité ventriculaire. Dans la suite, le volume de cette masse trabéculaire augmente, sans que la cavité proprement dite s'élargisse. Enfin, la portion externe du réseau se transforme en une masse compacte, qui constitue la paroi définitive; sa portion intérieure se résorbe au contraire partiellement, les trabécules musculaires deviennent tendineuses et s'amincissent ou se résorbent; de sorte qu'il se constitue à cette place une cavité parcourue d'un nombre restreint de cordes tendineuses. C'est la cavité définitive du ventricule. Enfin la portion interne du réseau musculaire primitif devient une membrane continue, qui constitue les valves de la valvule auriculo-ventriculaire.

L'espace compris entre ces valves est la cavité ventriculaire primitive.

Les artères qui partent de la crosse de l'aorte, c'est-à-dire les carotides et les sous-clavières, sont le résultat de la transformation des arcs aortiques, comme le montrent les figures 583 C et D. Mais les connexions des artères à leur état définitif chez l'adulte varient d'une espèce à l'autre et parfois même dans les divers individus. Tantôt elles partent isolément, tantôt celles d'un même côté forment à l'origine un tronc commun, le tronc brachio-céphalique.

En désignant respectivement par 1, 2, 3, 4, la sous-clavière gauche, la carotide gauche, la carotide droite, la sous-clavière droite, et en unissant par le signe + les vaisseaux qui ont une origine commune, on peut établir des formules dans le genre des suivantes, qu'il ne faut considérer que comme approchées, puisqu'il existe même des variations individuelles :

1.2.3.4. — Cétacés.
1+2.3+4. — Chéiroptères, Taupe, Poule.
1+2+3.4. — Carnivores, Insectivores, Magot.
1+2.3.4. — Ornithorhynque, Rongeurs, Primates.
1.2.3+4. — Oie.
1.2+3.4. — Éléphant, Loutre.
1+2+3+4. — La plupart des Ongulés.

Les sous-clavières donnent naissance aux artères vertébrales,

ainsi qu'aux artères mammaires qui vont irriguer le thorax, et forment avec les deux artères épigastriques émanées de l'artère

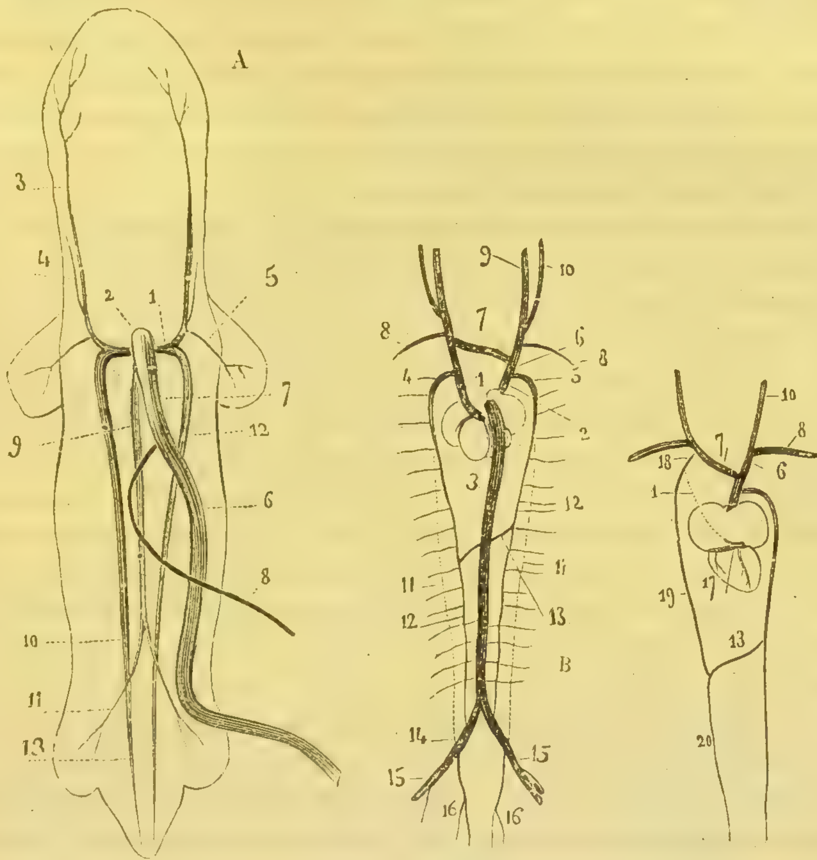


Fig. 585. — Développement du système veineux des Mammifères. — A. Disposition primitive : *1*, canal de Cuvier; *2*, sinus veineux (future oreillette); *3*, veine cardinale antérieure; *6*, 7, veine ombilicale (le foie, qu'elle traverse, n'est pas figuré); *8*, veine omphalo-mésentérique; *9*, *10*, veine cave inférieure; *12*, *13*, veines cardinales inférieures (Kölliker). — B. Période de formation : *1*, canal de Cuvier gauche (veine cave supérieure gauche, oblitérée chez l'adulte); *2*, canal de Cuvier droit (veine cave supérieure droite); *3*, veine cave inférieure; *4*, *5*, veines cardinales postérieures (futures azygos); *6*, veine cardinale antérieure droite (tronc brachio-céphalique droit); 7, anastomoses entre les veines cardinales antérieures (tronc brachio-céphalique gauche); *8*, sous-clavières; *9*, *10*, jugulaires; *11*, portion atrophiée des cardinales postérieures; *12*, veines azygos; *13*, v. hémi-azygos; *14*, iliaques externes; *15*, *16*, iliaques internes, restes des cardinales postérieures; *17*, veine coronaire; *18*, *19*, *20*, état définitif de l'azygos gauche. — *N. B.* Les embryons sont supposés vus par la partie dorsale.

crurale, un riche réseau très développé chez les Oiseaux. C'est lui qui est la source de chaleur utilisée pour l'incubation.

Les artères qui partent de l'aorte sont toujours les mêmes : outre le tronc cœliaque qui irrigue l'estomac, le pancréas et la rate, se développe une *artère mésentérique supérieure*, qui nourrit

l'intestin grêle, et s'anastomose avec la précédente. Après avoir donné naissance à l'*artère mésentérique inférieure*, destinée au gros intestin, aux *artères rénales* et *génitales*, l'aorte se termine par un vaisseau grêle, l'*aorte caudale*, qui va jusqu'à l'extrémité de la queue. A sa naissance partent deux artères volumineuses, destinées aux membres postérieurs, les *artères iliaques primitives*, qui se divisent en plusieurs branches, assez variables, sur lesquelles nous ne pouvons insister ici.

Le système veineux des Mammifères subit des modifications plus profondes que celui des autres Vertébrés. Au début (fig. 585, A), le sinus veineux reçoit, de chaque côté, comme chez les Poissons, les deux cardinales antérieure et postérieure, par le canal de Cuvier (*1*). Mais bientôt se forme un vaisseau abdominal impair, la *veine cave inférieure* (*9*), qui se rend directement dans le sinus veineux. Elle prend peu à peu la prédominance (fig. 585, B), et les cardinales postérieures très réduites deviennent les *azygos* (*12*, *13*). Les canaux de Cuvier ne servent plus qu'au passage du sang de la région antérieure du corps, ce sont les *veines caves supérieures* qui reçoivent ainsi les azygos. Entre les veines cardinales supérieures se produit une anastomose (*7*). Le canal de Cuvier (veine cave) gauche s'atrophie et disparaît, si bien que tout le sang du système veineux supérieur arrive au cœur par une seule veine, la veine cave supérieure droite (*6*).

Systèmes portes. — Sur le trajet du sang veineux, sont interposés des organes qui ont une circulation toute spéciale ; les veines qui y aboutissent, et qui tirent leur origine des capillaires généraux, se résolvent de nouveau en capillaires dans ces organes, et ceux-ci se réunissent à leur tour dans une autre veine, qui conduit enfin le sang au cœur, ou dans une des veines principales. Un tel système est désigné sous le nom de système porte. La série des Vertébrés nous présente à étudier deux systèmes portes : le *système porte rénal*, et le *système porte hépatique*.

Le premier n'existe que chez les Vertébrés inférieurs. Il n'est plus que fort peu représenté chez les Oiseaux, et disparaît tout à fait chez les Mammifères.

Les Cyclostomes et les Sélaciens n'en possèdent pas; la veine caudale se continue directement par les veines cardinales postérieures. Chez tous les autres, cette veine se rend aux reins, s'y divise en capillaires. Ce n'est donc qu'après avoir traversé le rein que le sang veineux de la partie inférieure du corps arrive dans les veines cardinales postérieures.

Chez les Batraciens, ce système porte rénal existe encore; mais les veines efférentes, au lieu de se jeter dans les veines cardi-

nales, se réunissent en un gros tronc, qui arrive directement au sinus veineux. C'est la *veine cave inférieure.*

L'importance de cet appareil diminue déjà chez les Reptiles. Chez les Sauriens, le rein reçoit encore une grande partie du sang revenant de la queue et des membres abdominaux. Mais chez les

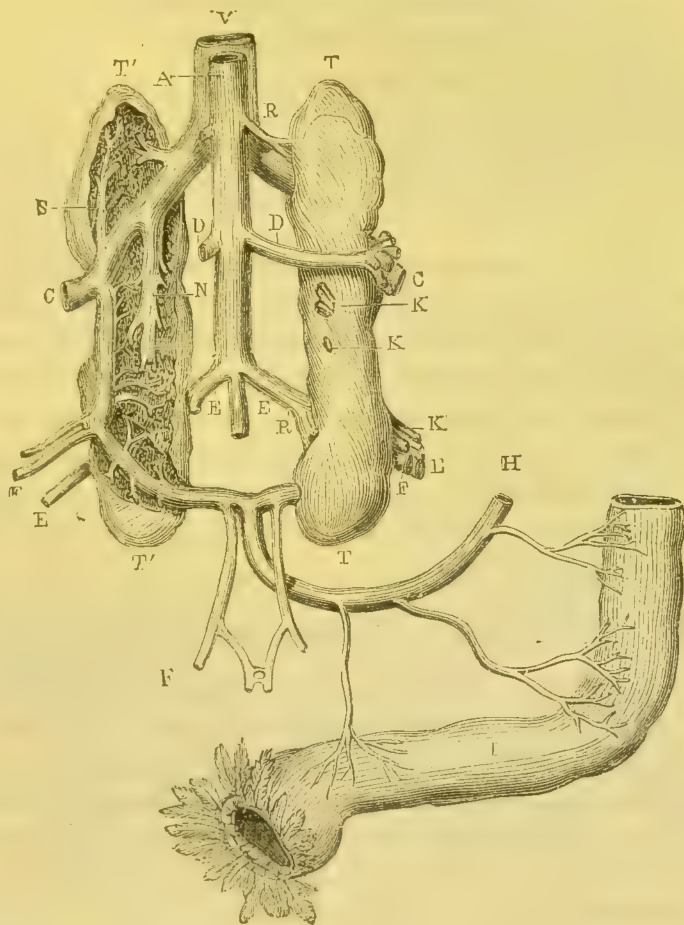


Fig. 586. — Système porte rénal de la Poule : A, aorte; D, artères du bassin; E, artères crurales; R, artères rénales; T, rein gauche; T', rein droit; F, veines caudales; H, gros canal anastomotique venant de la veine porte hépatique; C, veines crurales; S, réseau du système porte rénal; N, veines efférentes du rein; V, veine cave.

Tortues et les Crocodiles, presque tout le sang de ces derniers se rend au foie, ce qui diminue notablement l'importance du système porte rénal.

Chez les Oiseaux, les veines iliaques traversent le rein, mais elles continuent leur trajet sans se résoudre en capillaires. Le sang qu'elles renferment ne contribue donc pas à la sécrétion urinaire. Cependant de chacune de ces veines partent deux vaisseaux, l'un destiné au lobe antérieur du rein, l'autre plus volu-

mineux pour le lobe postérieur; ce dernier est la *veine hypogastrique*, ou *veine porte rénale*. Ce sont ces deux veines, qui, avec la veine caudale, forment le système porte rénal. Mais, on le voit, ce dernier est en pleine régression, et l'irrigation du rein se fait surtout par le sang artériel.

Chez les Mammifères enfin, le rein ne reçoit plus que du sang artériel. Il n'existe plus de système porte rénal.

On a voulu voir une trace d'un pareil système dans le fait qu'après les capillaires des glomérules rénaux, les veines efférentes vont de nouveau se ramifier dans les parois des canalicules urinaires. S'il y a là une disposition analogue à un système porte, il est juste de reconnaître qu'il est difficile de l'homologuer à ce que nous avons décrit chez les autres Vertébrés.

Le système porte hépatique est bien plus constant; il existe dans toute la série des Vertébrés. La veine afférente conduit au foie tout le sang des viscères abdominaux dépendant de l'appareil digestif. Ce sang veineux se mélange au sang rouge de l'artère hépatique, et après un riche réseau de capillaires, s'échappe par la veine sus-hépatique, qui se rend directement au sinus veineux chez les Poissons, tandis qu'elle se jette dans la veine cave inférieure, quand celle-ci existe.

APPAREIL LYMPHATIQUE.

L'appareil lymphatique est une annexe de l'appareil circulatoire. Il est chargé de ramener dans le système sanguin le plasma qui a transsudé dans les tissus à travers les parois des capillaires. Ce plasma s'est plus ou moins modifié au contact des cellules vivantes, et porte le nom de *lymphe*. Il renferme des cellules, nageant à son intérieur : ce sont les *cellules lymphatiques* ou *globules blancs*, qu'on rencontre également dans le sang, l'appareil lymphatique étant en communication directe avec l'appareil sanguin.

Cet appareil se compose de vaisseaux spéciaux, dont l'origine se trouve dans le tissu conjonctif de tous les organes, sous forme de *capillaires lymphatiques* disposés en réseau compliqué; ces capillaires se continuent par des vaisseaux lymphatiques à parois complexes, pourvues de fibres musculaires presque toutes transversales, et aboutissent enfin dans le système veineux, au niveau des veines caves supérieures.

L'origine même des capillaires lymphatiques est encore douteuse; on a admis l'existence d'une communication de ces capillaires avec les espaces interstitiels du tissu conjonctif (Bichat, Ludwig, Brücke, Ranvier) et avec les séreuses (Recklinghausen, Ludwig, Schweigger-Seidel, Ranvier). Mais, bien que l'expérience démontre le passage réel des liquides des séreuses aux espaces lymphatiques, on n'a jamais montré d'orifices de communication, et les *puits lymphatiques*, décrits par Ranvier sur la surface diaphragmatique du péritoine, ne seraient pas des fentes, mais des enfoncements sans issue, d'après les recherches de Tourneux, Hermann, Bizzozero et Salvioli.

Sur le trajet des vaisseaux lymphatiques, sont interposés de petits renflements, dont la cavité intérieure est parcourue par un ensemble complexe de trabécules. Ce sont les *ganglions lymphatiques*: chacun d'eux reçoit des canaux lymphatiques *afférents*, et donne des canaux efférents. Dans les mailles du réseau trabéculaire se trouvent d'énormes quantités de cellules

lymphatiques, baignées de lymphe. On admet avec Ranvier, que les ganglions sont les lieux d'élaboration de ces cellules.

Les lymphatiques de l'intestin sont en outre chargés de l'absorption et du transport du chyle; ce sont les *chylifères;* les ganglions sont très nombreux dans la paroi intestinale; ce sont les *follicules clos* et les *follicules agminés* ou *plaques de Peyer.*

Chez les Vertébrés inférieurs, les vaisseaux lymphatiques se disposent surtout autour des vaisseaux principaux de façon à leur former des *gaines lymphatiques.* Mais il existe aussi des lymphatiques spéciaux.

Parmi ces derniers, les principaux sont deux canaux longitudinaux, presque en contact avec la colonne vertébrale de part et d'autre de celle-ci.

A la partie antérieure, ils se jettent l'un et l'autre dans un vaste *sinus lymphatique* qui communique avec les canaux de Cuvier.

En arrière, les deux canaux communiquent l'un avec l'autre; ils communiquent aussi avec le système lymphatique superficiel, dont les voies principales sont deux *canaux latéraux* suivant exactement la ligne latérale, et un *canal ventral;* tous les trois se jettent dans le sinus antérieur.

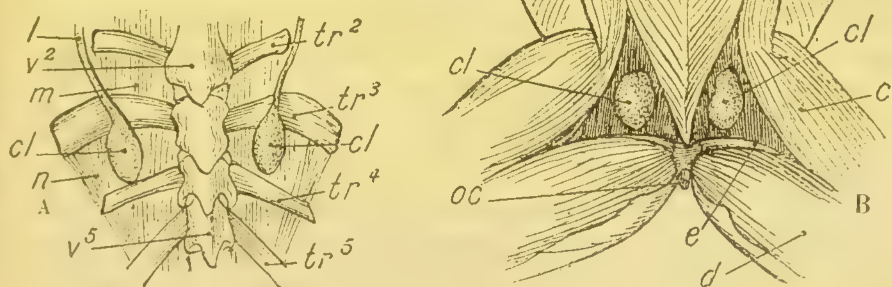


Fig. 587. — A. Cœurs lymphatiques supérieurs (*cl*) de la Grenouille : v^2—v^5, vertèbres; tr^2—tr^5, apophyses transverses; *m*, *n*, couches musculaires reliant les apophyses transverses; *l*, conduit lymphatique. — B, cœurs lymphatiques inférieurs (*cl*) : *a*, m. ilio-coccygien; *b*, ligament allant à l'ilion; *c*, m. vaste externe; *d*, m. semi-membraneux; *e*, m. pyriforme; *oc*, orifice cloacal (Girod).

Le réseau superficiel et le système profond sont encore en relation par des réseaux compliqués, suivant les myocommes et les travées conjonctives intermusculaires.

Chaque canal latéral se termine en arrière par un petit sinus, le *sinus caudal*, qui communique avec son symétrique par un petit conduit transversal traversant la lame hippurale.

Enfin ces sinus caudaux sont en communication avec la veine caudale par un orifice muni d'une valvule. Ces deux sinus tendent à se spécialiser; leurs parois deviennent musculaires, et, animés de contractions rythmiques, ils constituent des *cœurs lymphatiques.*

Chez les Batraciens, le système superficiel est représenté principalement par des *sacs lymphatiques* sous-cutanés, vastes lacunes tapissées d'endothélium; on en compte quatorze, s'étendant dans toutes les régions de la peau, et communiquant entre eux; dans la partie profonde, les canaux lymphatiques vont se réunir dans un sinus commun, situé entre les deux lames du mésentère, et dont la partie supérieure dilatée vient former une gaine autour de l'aorte.

Aux points où ce système se déverse dans le système sanguin, se trouvent

des *cœurs* animés de contractions rythmiques. Chez les Anoures, il en existe quatre : deux *postérieurs* près de l'extrémité anale du coccyx, dans un espace laissé libre par les muscles; deux *antérieurs* entre la troisième et la quatrième vertèbre (fig. 587).

Chez les Urodèles, les deux cœurs postérieurs existent, en général, seuls; toutefois dans la *Salamandra maculosa* et le *Siredon*, on en compte plusieurs échelonnés le long de la ligne latérale, disposition qui semble primitive, car on la retrouve aussi dans le têtard de la Grenouille (1).

Avec les *Reptiles*, nous revenons à la disposition réticulée, les canaux lymphatiques se disposant surtout autour des vaisseaux sanguins et principalement des artères; la communication a lieu, comme chez les Batraciens, avec les veines caves supérieures et avec les veines ischiatiques, mais les cœurs postérieurs sont seuls représentés.

Enfin chez les Oiseaux et les Mammifères, le tronc lymphatique principal est un canal nettement individualisé, qui court sur la face ventrale de la colonne vertébrale, c'est le *canal thoracique;* il est bifurqué en avant chez les *Oiseaux*, mais il est simple d'un bout à l'autre chez les *Mammifères*. Dans le premier groupe les deux branches sont en rapport avec les veines caves supérieures et en arrière avec les veines ischiatiques ou avec les veines qui amènent le sang au rein.

Chez les Mammifères, cette dernière connexion disparaît; le canal thoracique vient déboucher dans la veine cave supérieure gauche; dans la veine de l'autre côté, arrive un second tronc principal, la *grande veine lymphatique*, qui ramène le sang de la moitié droite de la tête et du bras droit. Les vaisseaux lymphatiques sont, dans les deux classes, munis de valvules, plus nombreuses chez les Oiseaux, qui régularisent le cours de la lymphe.

Quant aux cœurs lymphatiques, on a démontré l'existence des cœurs postérieurs chez l'Oie, le Cygne, la Cigogne, l'Autruche, ainsi que dans l'embryon du Poulet. Ils n'apparaissent chez les Mammifères à aucun stade du développement.

(1) Weliky, Z. A., t. VII et IX, 1884, 1886.

CHAPITRE XIX

VERTÉBRÉS. — SYSTÈME NERVEUX (1).

Caractères histologiques. — Nous avons déjà noté au chapitre Ier de ce livre les principaux caractères histologiques qui se rapportent aux éléments du système nerveux des Vertébrés. Ces éléments sont de deux espèces : 1° Les *cellules nerveuses*, souvent caractérisées par leurs prolongements plus ou moins nombreux, dont l'un se distingue de tous les autres sous le nom de *prolongement de Deiters* ou *filament axile* (voir p. 60-61, et fig. 12). Ces cellules sont chargées de pigments qui leur donnent une coloration variant du gris clair au noir foncé, plus rarement jaune ou rougeâtre.

2° Les *fibres nerveuses*, essentiellement constituées par un cylindre-axe, qui n'est qu'une continuation du prolongement de Deiters des cellules nerveuses, et qui est protégé par une gaine conjonctive, la *gaine de Schwann*, formée de cellules tubulaires, enfilées par le cylindre-axe.

Dans le plus grand nombre des fibres nerveuses des Vertébrés, une substance blanche caractéristique, la *myéline*, se sécrète à l'intérieur de ces cellules et forme un manchon autour du cylindre-axe. Cette substance manque dans les fibres du système sympathique ou fibres de Remak.

Associations des éléments nerveux. — Les éléments semblables s'associent entre eux de façon à former des organes variés : les fibres s'accolent ensemble pour former des cordons plus ou moins volumineux, chargés soit de mettre en relation deux centres nerveux, — ce sont alors des *connectifs* ou des *commissures*, — soit de relier aux centres nerveux les organes des sens ou les organes fonctionnels (muscles, glandes, etc.). Ces derniers cordons sont les *nerfs*. Les fibres d'un nerf peuvent êtres toutes parcourues dans le même sens par l'influx nerveux, soit qu'il parte des centres (*nerfs centrifuges*), soit qu'il y arrive (*nerfs centripètes*) ; les deux espèces de fibres sont réunies dans les *nerfs mixtes*.

(1) Beaunis. *L'évolution du système nerveux*. Paris, 1890.

Les associations de cellules nerveuses constituent les *centres nerveux.* Lorsque ces centres ne renferment que des cellules, ils sont peu volumineux et portent le nom de *ganglions.*

Mais la partie la plus importante des centres nerveux, ce qui constitue proprement le *système nerveux central*, a une structure plus complexe. C'est un volumineux cordon, l'*axe cérébro-spinal*, logé au-dessus de la corde dorsale ou de la colonne vertébrale, dans le canal neural formé par les arcs supérieurs. Il est constitué par la *moelle épinière*, qui court tout le long du corps, et se termine par un renflement antérieur, le *cerveau.* Ce système central est composé à la fois de fibres et de cellules, dont les accumulations se distinguent assez nettement à l'œil nu, à cause

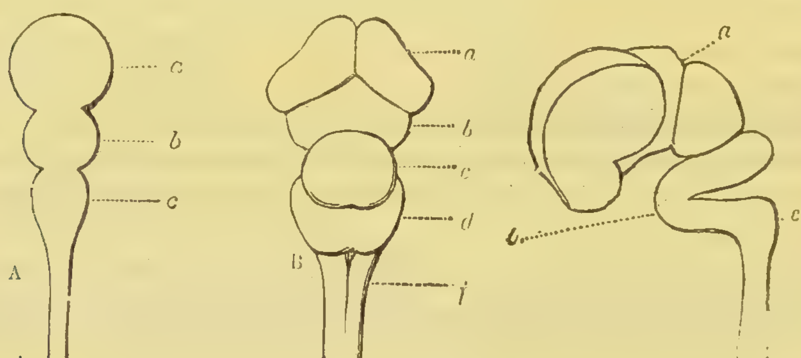


Fig. 588. — Schéma du développement du cerveau. A, Division en trois vésicules; *a*, vésicule antérieure ; *b*, vésicule moyenne; *c*, vésicule postérieure. — B, Formation des cinq vésicules : *a*, cerveau antérieur (protencéphale); *b*, cerveau intermédiaire (thalamencéphale); *c*, cerveau moyen (mésencéphale); *d*, cerveau postérieur (métencéphale); *e*, arrière-cerveau (myélencéphale). — C, courbures crâniennes : *a*, flexion crânienne; *b*, flexion protubérantielle ; *c*, flexion nucale (HUGUENIN).

de la couleur propre à ces éléments. Les fibres forment la *substance blanche;* les cellules, la *substance grise.*

Ces centres complexes peuvent porter le nom de *centres mixtes.*

Le *système nerveux périphérique* est constitué par les *nerfs*, sur le trajet desquels peuvent s'interposer des *ganglions.*

Dans ce système périphérique, on distingue en général un système spécial, connu sous le nom de *système grand sympathique*, et destiné surtout aux viscères de la vie de nutrition. Toutefois, cette distinction n'a qu'une valeur toute relative: l'origine des nerfs de ce système doit en effet être recherchée, comme pour les autres nerfs, dans l'axe cérébro-spinal ; il affecte de nombreuses connexions intimes avec les nerfs rachidiens; enfin, plusieurs de ces derniers concourent à l'innervation des viscères, au même titre que le grand sympathique.

Développement du système nerveux. — Le système nerveux présente une parfaite unité de plan dans toute la série des Vertébrés. Son développement s'effectue partout par un processus presque identique, et dont les débuts sont semblables à ce que nous avons déjà décrit à propos des Protochordes et notamment des Tuniciers (voir page 756).

L'axe cérébro-spinal apparaît tout d'abord comme un tube médian longitudinal formé aux dépens de l'épiblaste au-dessus de la notochorde.

Le tube médullaire, ainsi formé, présente à sa partie antérieure une dilatation céphalique, qui est l'ébauche du *cerveau*. Bientôt deux constrictions divisent celui-ci en trois vésicules (fig. 588, A).

Ces trois vésicules persistent sans grande modification chez les Cyclostomes. Mais en général la division ne s'arrête pas là, et le nombre des parties du cerveau s'élève à cinq. La vésicule postérieure se divise en deux portions, l'*arrière-cerveau* ou *myélencéphale* et le *cerveau postérieur* ou *métencéphale*. La vésicule antérieure, le *thalamencéphale*, donne de même en avant une paire de bourgeons qui constitueront les *hémisphères cérébraux* ou le *protencéphale* (fig. 588, B).

Les parois des vésicules cérébrales sont d'abord minces et partout d'égale épaisseur, mais plus tard, ces diverses parties se différencient : les cavités intérieures deviennent les ventricules cérébraux, ou forment des cavités plus petites, faisant communiquer les ventricules entre eux; les parois s'épaississent en certains points, gardent ailleurs leur épaisseur primitive et leur structure embryonnaire, et peu à peu se constituent les divers organes du cerveau sur lesquels nous reviendrons plus loin.

§ 1. *Moelle épinière.*

La moelle épinière ne présente que peu de variations dans toute la série des Vertébrés. C'est un cordon épais, logé dans le canal neural de la colonne vertébrale, et creusé en son centre d'un mince canal, l'*épendyme*. Des coupes transversales montrent nettement que, sans aucune exception, la substance grise est placée au centre, et la substance blanche à la périphérie.

La substance grise y forme quatre faisceaux disposés en croix et plus ou moins confluents, de façon que la coupe présente dans l'ensemble la forme d'un x, au centre duquel est placé le canal de l'épendyme (fig. 589).

Primitivement, la moelle occupe toute l'étendue du rachis, jusqu'à l'extrémité caudale. Cette disposition persiste chez la plupart des Poissons. Mais le plus souvent, la partie terminale de la moelle entre en régression, et, à l'état adulte, le point extrême est plus ou moins éloigné de la terminaison du rachis squelettique. Elle diminue brusquement de volume, après avoir donné naissance à un grand nombre de nerfs, dont l'ensemble est connu sous le nom de *queue de cheval;* elle se continue par un filet médian, le *filament terminal*, où le canal de l'épendyme et la substance grise se continuent quelque temps, mais finissent par disparaître.

Cette réduction dans la longueur de la moelle est d'ailleurs en général peu importante, et la moelle se termine au plus au sacrum.

Dans certains Poissons (*Orthagoriscus*, *Diodon*, *Lophius*, etc.), où est atteint le maximum de réduction, la moelle ne s'étend que sur une très faible portion du canal neural. Le *filament terminal* en occupe presque toute la longueur et se termine en arrière par un petit ganglion d'où partent les nerfs de la nageoire caudale.

Chez les Urodèles, la moelle est très allongée; au contraire chez les Anoures, elle s'arrête à une distance assez grande de l'extrémité : chez la Grenouille, entre la 6e et la 7e vertèbre; mais le

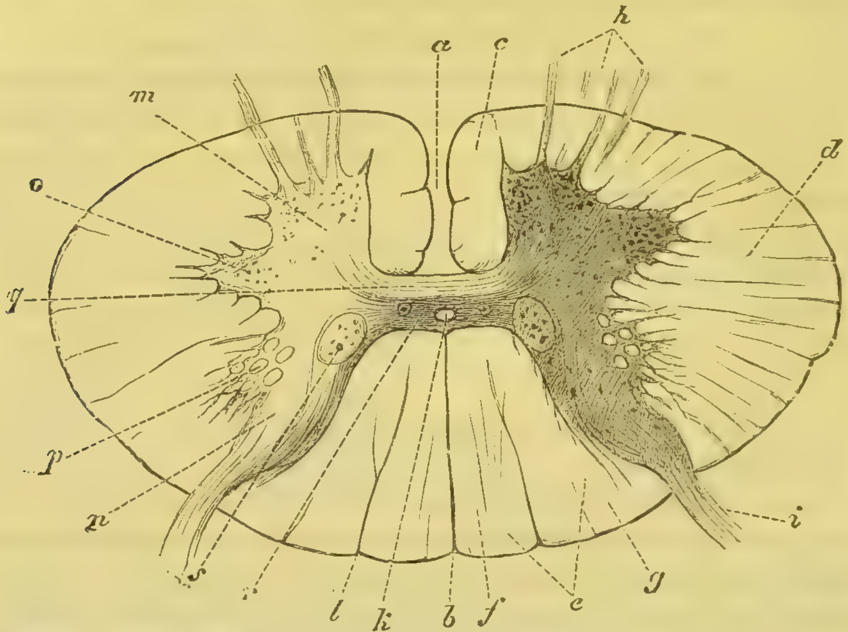


Fig. 589. — Section transversale demi-schématique de la moelle : *a*, sillon antérieur ; *b*, sillon postérieur ; *c*, cordon antérieur ; *d*, cordon latéral ; *e*, cordon postérieur ; *f*, cordon grêle (de Goll) ; *g*, cordon de Bürdach ; *h*, racine antérieure ; *i*, racine postérieure ; *k*, canal de l'épendyme ; *m*, corne (colonne) antérieure ; *n*, corne postérieure ; *o*, colonne latérale ; *p*, processus réticulaire ; *q*, commissure blanche antérieure ; *r*, commissure grise postérieure ; *s*, colonne vésiculaire de Clarke (Erb).

filament terminal se prolonge dans le coccyx, et en sort par un orifice situé à peu près au milieu (fig. 480, *n*).

Parmi les Mammifères, l'Échidné, les Chéiroptères et quelques Insectivores ont de même une moelle réduite en longueur et n'atteignant pas le sacrum.

La forme générale de la moelle est celle d'une tige à peu près cylindrique. Chez les Cyclostomes, toutefois, elle a la forme d'un ruban aplati, forme qu'elle conserve un peu chez les Sélaciens et les Dipneustes.

Chez les Poissons, le diamètre de la moelle est à peu près constant dans toute sa longueur. A mesure qu'on s'approche de l'extrémité caudale, il diminue cependant peu à peu, en raison

de l'amincissement même du corps. Chez les Vertébrés aériens, où les muscles du corps ont un rôle plus restreint dans la locomotion, et où celle-ci est effectuée surtout par les membres, les points où la moelle épinière donne naissance aux nerfs destinés à ces derniers présentent des renflements très nets. Il existe donc deux pareils renflements sur la moelle : un *renflement cervical* et un *renflement lombaire*.

Sillons de la moelle. — Sauf chez les Cyclostomes, la moelle présente sur la ligne médiane deux sillons profonds : l'un, situé sur la face ventrale, le *sillon antérieur ;* l'autre situé sur la face dorsale, le *sillon postérieur*. Leur signification est fort différente : le premier est une fente réelle, qui résulte du fait que, sur la face ventrale, les parois du canal rachidien se sont considérablement épaissies à droite et à gauche, tandis qu'elles conservaient sur la ligne médiane leur épaisseur primitive.

Le sillon postérieur au contraire est occupé tout entier par du tissu conjonctif. Bien qu'il règne encore quelque obscurité à cet égard, il semble produit aux dépens du canal de l'épendyme. Dans une coupe transversale de l'embryon, celui-ci a la forme d'une fente allongée dans le sens dorso-ventral. Sur le milieu de la hauteur, les deux parois de cette fente se rapprochent et finissent par se souder, divisant le canal en deux rampes superposées : la rampe inférieure deviendra l'épendyme de l'adulte; la paroi dorsale de la rampe supérieure se résorbe, et cette rampe devient le sillon postérieur (Balfour).

Il est à noter qu'une disposition assez analogue se rencontre chez l'*Amphioxus*, où le canal de l'épendyme est une véritable fente ouverte dorsalement, et oblitérée seulement par quelques tractus, dans la région correspondant au sillon postérieur des Vertébrés.

Il n'y aurait donc aucune espèce d'homologie entre les deux sillons médians de la moelle.

A partir des Crocodiliens, on voit apparaître, sur chaque moitié de la moelle, un sillon longitudinal latéral, au niveau de la naissance des racines postérieures des nerfs. Un autre sillon, beaucoup plus faible et parfois purement conventionnel, est souvent décrit au niveau des racines antérieures. Ces trois sillons divisent chaque moitié de la moelle en trois cordons : les *cordons antérieur*, *latéral* et *postérieur*.

Chez les Oiseaux, au niveau du renflement lombaire, le sillon postérieur s'élargit, de façon à former une fosse losangique, la *fosse rhomboïdale lombaire*, mais elle est comblée par du tissu névroglique.

Méninges. — Autour de la moelle épinière, le tissu conjonctif s'organise de façon à constituer des membranes protectrices, les *méninges rachidiennes;* elles se continuent d'ailleurs, comme nous le verrons, avec les *méninges cérébrales*, sans changer de nature et de structure. Un espace lymphatique divise d'abord le tissu conjonctif périmédullaire en deux couches : la couche externe appliquée contre les parois du canal rachidien, devient une membrane fibreuse et résistante, la *dure-mère*, intimement unie au périoste des parties osseuses voisines.

L'espace lymphatique qui la sépare de la couche interne est l'*espace subdural.*

La couche interne présente un caractère bien différent. Elle est constituée par un tissu conjonctif réticulé éminemment vasculaire et intimement uni aux organes nerveux. Ce tissu, homogène dans toute son épaisseur chez les Poissons, est divisé, dans les autres groupes, par un espace lymphatique en deux membranes distinctes : la membrane externe est l'*arachnoïde*, l'interne est la *pie-mère*, l'espace lymphatique intermédiaire est l'*espace sous-arachnoïdien.* Toutefois de nombreux tractus unissent la pie-mère et l'arachnoïde, rappelant ainsi leur commune origine. La pie-mère, qui est au contact même des parties nerveuses, est extrêmement vasculaire et porte les rameaux destinés à la nutrition de ses parties. Elle affecte d'ailleurs les rapports les plus intimes avec la trame conjonctive qui pénètre dans l'épaisseur de la moelle entre les éléments nerveux et soutient ces derniers; aussi la pie-mère ne peut être détachée sans lésion de la moelle. Le tissu conjonctif qui remplit le sillon postérieur en est une dépendance.

§ 2. *Cerveau.*

Nous avons vu que, chez les Vertébrés, le cerveau est constitué par une suite de cinq parties creuses, en communication les unes avec les autres, et se continuant en arrière avec le canal de l'épendyme.

Avant d'entrer dans le détail de l'anatomie comparée du cerveau dans les divers groupes, nous devons jeter un coup d'œil d'ensemble sur les modifications générales qui se retrouvent dans toute la série des Vertébrés. Nous partirons pour cette étude, de la partie postérieure, c'est-à-dire de la moelle ; marche que nous adopterons aussi en principe pour les descriptions particulières à chaque groupe.

I. Le *myélencéphale* n'est autre chose que la partie antérieure de la moelle, renflée coniquement. C'est la *moelle allongée* ou *bulbe rachidien.* Par suite de l'écartement des cordons postérieurs de la moelle, le canal de l'épendyme se dilate en une cavité assez vaste, le *quatrième ventricule.* Tandis que le plancher de ce ventricule est énormément développé, le plafond reste excessivement mince, et se réduit à une simple lamelle d'épithélium épendymaire, qui est doublée extérieurement par la pie-mère, très vasculaire en ce point, et connue sous le nom de toile choroïdienne du quatrième ventricule.

Cette lamelle épendymaire a passé très longtemps inaperçue,

et on considérait le quatrième ventricule comme réellement ouvert à sa partie dorsale, le large orifice triangulaire ainsi formé étant simplement recouvert par la pie-mère.

Lorsqu'on débarrasse le cerveau de ses méninges, la lamelle épendymaire s'en va avec la toile choroïdienne, et le quatrième ventricule se trouve réellement ouvert. C'est ainsi qu'il est représenté sur toutes les figures. Il se présente ainsi sous la forme d'une excavation, qu'on nomme le *sinus rhomboïdal.*

La lamelle épendymaire, comme la toile choroïdienne, est percée d'un orifice médian, le *trou de Magendie*, qui met en communication les cavités nerveuses avec l'espace sous-arachnoïdien et permet au liquide de l'épendyme de s'épancher dans cet espace. La présence de cet orifice n'est pas démontrée, même chez l'Homme,

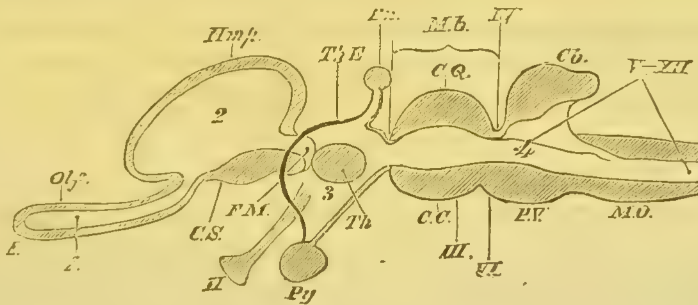


Fig. 590. — Coupe sagittale schématique d'un cerveau de Vertébré. — *M.O*, moelle allongée ; *P. V*, pont de Varole ; *Cb*, cervelet ; *Mb*, mésencéphale ; *C.C*, pédoncules du cerveau ; *C.Q*, tubercules quadrijumeaux ; *ThE*, thalamencéphale ; *Th*, couches optiques ; *Py*, infundibulum et hypophyse ; *Pn*, épiphyse ; *F.M*, trou de Monro ; *Hmp*, hémisphère ; *Cs*, corps strié ; *Olf*, lobe olfactif ; 1, ventricule olfactif ; 2, ventricule latéral ; 3 et 4, troisième et quatrième ventricules ; *I-XII*, nerfs crâniens (Huxley).

d'une façon constante ; la question est encore pendante en ce qui concerne les animaux.

II. Le *cerveau postérieur* (*métencéphale*) ne constitue pas à proprement parler une région indépendante ; il est intimement lié à l'arrière-cerveau : le troisième ventricule se continue sans modification à son intérieur. Mais le développement montre sa complète indépendance ; entre lui et le myélencéphale, il semble même légitime de distinguer un myélancéphale antérieur ; mais il n'est jamais distinct à l'état adulte.

Cette région de l'encéphale est marquée par la formation d'un organe capital, le *cervelet*. Il est dû principalement à l'épaississement de la voûte de la partie antérieure du quatrième ventricule. Cette voûte, d'abord simplement membraneuse, se renfle de façon à constituer dans les types inférieurs un bourrelet li-

mitant en avant le sinus rhomboïdal (Cyclostomes, Batraciens, quelques Reptiles), ou, dans les types élevés, une masse volumineuse, très convexe, qui déborde de tous côtés sur les parties avoisinantes.

C'est un centre nerveux terminal, où la substance grise occupe la périphérie, tandis que le centre est formé exclusivement de substance blanche. Chez les types supérieurs, les fibres nerveuses chargées d'unir le cervelet soit à la moelle allongée, soit aux parties antérieures du cerveau, s'unissent de façon à former, sur la voûte du quatrième ventricule, des cordons épais : ce sont les *pédoncules du cervelet*.

A mesure que le cervelet se développe, on voit apparaître sur la face ventrale du cerveau postérieur des fibres transversales, qui unissent les deux régions latérales du cervelet en passant par-dessous les pédoncules cérébraux. Il en résulte un épaississement qui est le *pont de Varole* ou la *protubérance annulaire*.

III. Dans le *mésencéphale*, le développement ne porte que sur les parois ; la cavité est grêle, et constitue l'*aqueduc de Sylvius*. Toutefois, dans les types inférieurs, cette cavité est dilatée en un ventricule ; il est d'ailleurs à remarquer qu'elle est plus développée à l'état embryonnaire que plus tard, et qu'elle subit une véritable régression. Le plancher et les parois latérales font directement suite aux parties correspondantes du cerveau postérieur.

Dans la paroi supérieure, se constituent deux volumineux tubercules, les *tubercules bijumeaux*, qui sont les centres des nerfs optiques. En arrière, chez les Mammifères, les Oiseaux et quelques Reptiles, se montrent deux autres renflements, unis aux précédents sous le nom de *tubercules quadrijumeaux*. Mais ces derniers n'ont pas de rapport direct avec les fibres propres des nerfs optiques, qui arrivent toutes aux tubercules antérieurs. Ils ne donnent que des fibres commissurales, qui s'accolent aux fibres optiques, mais qui, arrivées au chiasma, remontent le long de l'autre bandelette optique, pour arriver au tubercule opposé (*commissure de Gulden*).

IV. La cavité du *thalamencéphale* est dilatée pour former le *troisième ventricule*. Elle a la forme d'un entonnoir aplati latéralement, et terminé par une extrémité conique, l'*infundibulum*.

L'extrémité de l'infundibulum est en connexion avec l'*hypophyse*, mais sans se confondre avec cet organe, en avant duquel elle vient se placer (fig. 591). L'hypophyse est un organe rudimentaire, dont le rôle et la signification ne sont pas encore fixés. Elle

est formée aux dépens d'une invagination de l'épiblaste du stomodæum, qui perd secondairement toute connexion avec la cavité buccale. C'est d'abord une vésicule simple, mais plus tard, le mésoblaste vasculaire qui l'enveloppe s'y enfonce, et la divise en un réseau de cavités irrégulières, qui lui donnent un aspect spongieux. Ces cavités parviennent même à s'oblitérer, et l'organe devient massif (Poissons, Batraciens, quelques Mammifères).

Suivant Julin, cet organe est homologue à la glande neurale des Ascidies, dont il offre toutes les connexions ; mais cela ne nous éclaire guère ni sur ses fonctions, ni sur sa signification.

Suivant Dohrn (1), c'est une fente branchiale qui ne s'ouvre pas.

Le plancher du troisième ventricule, qui forme l'infundibulum, reste en général mince, — sauf chez les Poissons, où il forme les lobes inférieurs et les sacs vasculaires, — et ne s'épaissit que pour former les nerfs optiques.

Les parois latérales, au contraire, se renflent en général, pour former les *couches optiques*. Par leur grand développement, les couches optiques réduisent notablement le troisième ventricule, elles arrivent même chez les Vertébrés supérieurs à s'accoler par une surface plus ou moins grande. C'est ce qu'on nomme, à tort, la *commissure grise*, bien qu'il n'y ait aucune espèce de fibre commissurale, mais un simple accolement.

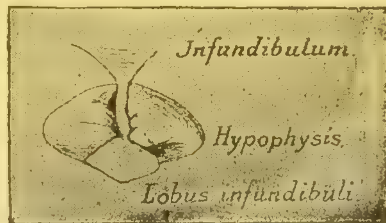


Fig. 591. — Hypophyse vue par sa face postérieure (SCHWALBE).

Le plafond du troisième ventricule est réduit à une mince membrane épendymaire, souvent méconnue ; comme pour le sinus rhomboïdal, elle est doublée par la pie-mère, qui constitue une *toile choroïdienne* très vasculaire. En avant et en arrière cependant, se trouvent deux épaississements dus à la formation de fibres transversales reliant les deux couches optiques. Ce sont les *commissures antérieure* et *postérieure*.

Immédiatement en avant de la commissure antérieure, on trouve attaché à la toile chroïdienne, un organe saillant, plus ou moins développé, et dirigé vers la voûte du crâne. C'est l'*épiphyse*.

En régression complète dans beaucoup de Vertébrés, elle se présente chez d'autres comme un œil impair, et sera dès lors étudiée avec les organes des sens.

(1) M. S. Neapel, t. III et IV, 1882, 1883.

V. Le *protencéphale*, qui se divise finalement pour donner les deux *hémisphères*, naît d'abord sous la forme d'un rudiment impair, faisant suite au troisième ventricule, et limité en avant par une mince membrane, la *lame terminale*. Mais les parties latérales ne tardent pas à prendre un développement considérable et forment comme deux bourgeons, creusés chacun d'une cavité (*ventricules latéraux* = 1[er] *et* 2[e] *ventricules*), communiquant avec la cavité primitive, ou avec le troisième ventricule, par le *trou de Monro* (fig. 592).

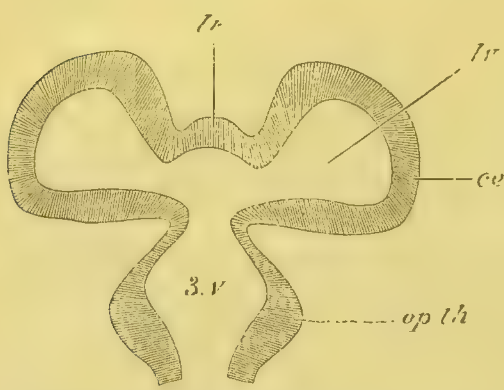


Fig. 592. — Coupe schématique horizontale du cerveau antérieur. — *3.v*, troisième ventricule ; *op.th*, couches optiques ; *lt*, lame terminale ; *lv*, ventricule latéral ; *ce*, hémisphère cérébral (Balfour).

La paroi inférieure de l'hémisphère s'épaissit de façon à former le *corps strié*, la paroi supérieure reste mince chez beaucoup de Poissons, et constitue le *pallium*. Plus généralement, elle s'épaissit pour donner les *hémisphères* proprement dits.

Chez les Vertébrés supérieurs, mais surtout chez les Mammifères, les deux hémisphères, d'abord indépendants (fig. 601), s'unissent secondairement par une double lame commissurale, dont les deux parties superposées sont le *corps calleux* en haut, le trigone cérébral en bas.

On peut résumer dans le tableau suivant, les notions générales que nous venons de donner :

Vésicule antérieure.	*Cerveau antérieur* (protencéphale).	Hémisphères cérébraux ; Corps striés ; Corps calleux et trigone	Ventricules latéraux.
	Cerveau intermédiaire (thalamencéphale).	Couches optiques ; Épiphyse ; Hypophyse	3me ventricule.
Vésicule moyenne.	*Cerveau moyen* (mésencéphale).	Tubercules quadrijumeaux ; Pédoncules cérébraux.	Aqueduc de Sylvius.
Vésicule postérieure.	*Cerveau postérieur* (métencéphale).	Cervelet ; Protubérance annulaire	4me ventricule.
	Arrière-cerveau (myélencéphale).	Bulbe rachidien	
Tube rachidien		Moelle épinière	Canal de l'épendyme.

Courbures du cerveau. — Chez les Cyclostomes, les Ganoïdes, les Téléostéens et les Batraciens, les diverses parties du cerveau restent dans le prolongement les unes des autres. Partout ailleurs, il se produit des courbures dans l'axe de l'encéphale, qui font chevaucher les diverses parties et modifient leur situation réciproque (fig. 588 C) :

1° La plus importante de ces flexions est la *flexion crânienne* ou *faciale* (*a*), qui se produit au niveau du mésencéphale, c'est-à-dire au point de terminaison de la notochorde. La face ventrale du cerveau antérieur se rapproche de celle du métencéphale.

2° Par suite de l'allongement considérable du métencéphale et du myélencéphale, une seconde flexion se produit au niveau de la protubérance; cette *flexion protubérantielle* tourne sa concavité vers la face dorsale (*b*).

3° Enfin une dernière flexion, à concavité ventrale, se produit au point où la moelle épinière s'unit au myélencéphale. C'est la *flexion nucale* (*c*).

A. **Poissons**. — D'une manière générale, le cerveau des Poissons est constitué de parties placées les unes derrière les autres, sur un même plan horizontal. Il n'y a pas de courbures crâniennes. De plus, les centres nerveux ne remplissent pas à beaucoup près toute la cavité crânienne. Entre le cerveau et les parois de celle-ci, existe un espace plus ou moins vaste, comblé par un tissu gélatineux, dépendant de la pie-mère et de l'arachnoïde.

Cerveau des Cyclostomes (fig. 593) (1). — Les parties qui composent le cerveau des Cyclostomes, quoique comparables au type général des Vertébrés, sont moins distinctes que dans les types élevés. C'est ainsi que le cerveau postérieur et l'arrière-cerveau ne forment pas réellement deux régions distinctes. Sur la face inférieure surtout, on ne distingue plus qu'une division du cerveau en trois parties correspondant aux trois vésicules primordiales. Ce qui frappe dans le type de l'Ammocète, c'est l'allongement relativement grand du cerveau et la prédominance des parties qui dépendent de la vésicule postérieure. La *fosse rhomboïdale* est très large. Son rebord antérieur est renflé en une commissure transversale, qui est le rudiment du *cervelet* (*HH*).

Le *mésencéphale*, séparé du métencéphale par un étranglement, présente à sa face supérieure deux *corps bijumeaux* bien nets. L'aqueduc de Sylvius, contenu à son intérieur, est étroit en arrière; mais en avant il s'élargit en une cavité semi-circulaire, dont le plafond est constitué par une lamelle d'une excessive min-

(1) Ahlborn, Z. W. Z., t. XXXIX, 1883.

ceur, comme cela a lieu pour le cerveau intermédiaire dans les autres types. Ce dernier est très réduit ; c'est un tube aplati laté-

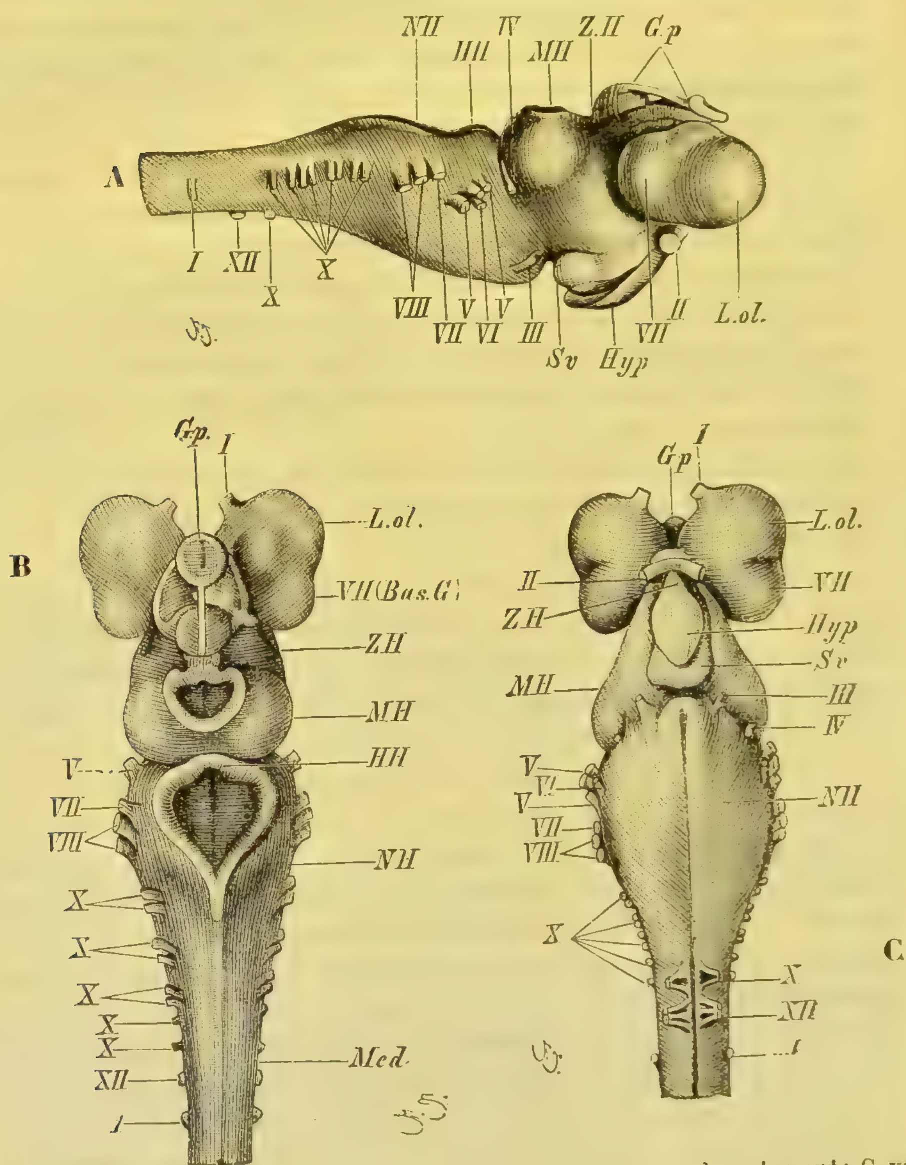


Fig. 593. — Cerveau d'Ammocète. — A, vu de profil ; B, vu dorsalement ; C, vu ventralement. — *VH*, cerveau antérieur ; *Bas.G*, ganglion basilaire ; *L.ol.*, lobe olfactif ; *ZH*, cerveau intermédiaire ; *Gp*, glande pinéale ; *Hyp*, hypophyse ; *Sv*, sacs vasculaires ; *HM*, cerveau moyen ; *HH*, cerveau postérieur ; *NH*, arrière-cerveau ; *Med*, moelle épinière ; *I-XII*, nerfs crâniens : *I*, olfactif ; *II*, optique ; *III*, moteur oculaire commun ; *IV*, pathétique ; *V*, trijumeau ; *VI*, moteur oculaire externe ; *VII*, facial ; *VIII*, auditif ; *IX*, glosso-pharyngien ; *X*, pneumogastrique = vague ; *XI*, spinal ; *XII*, grand hypoglosse (Wiedersheim).

ralement, mettant en communication le mésencéphale et le protencéphale. Mais à sa partie inférieure se trouvent un infundibulum et une hypophyse bien développés, qui se logent dans une rai-

nure creusée sur la surface ventrale du mésencéphale. A la surface dorsale est l'*épiphyse*, très volumineuse, placée tout à fait à la partie antérieure, mais dépendant en réalité de la portion postérieure du cerveau intermédiaire, à laquelle elle est rattachée par les deux *ganglions habénulaires*.

Sur les côtés du cerveau intermédiaire se trouvent les deux hémisphères, bien séparés l'un de l'autre. Ils se divisent nettement en deux lobes : un lobe postérieur, qui est l'*hémisphère* proprement dit, et un lobe antérieur, le *lobe olfactif*.

Les deux hémisphères sont creusés d'une cavité, qui communique avec la cavité du thalamencéphale, et représente les ventricules latéraux. Mais, à la différence de ce qui a lieu chez les Vertébrés élevés, la portion ventrale de la paroi est de beaucoup la plus volumineuse, et constitue deux grosses masses, qu'on peut appeler *ganglions basilaires*. Le toit des ventricules latéraux est au contraire constitué par une mince membrane, le *pallium*.

En passant à l'état adulte, le cerveau subit de notables changements, sinon dans la structure, du moins dans le développement relatif des parties. Le cerveau devient court, mais s'élargit ; les lobes olfactifs deviennent plus volumineux ; le mésencéphale se dilate transversalement, en conservant toujours son ventricule presque ouvert dorsalement.

Les *Myxines* montrent pour le cerveau les caractères d'infériorité dont témoigne tout l'organisme. Les parties du cerveau ne sont séparées que par de légers sillons ; les ventricules sont très réduits et manquent même dans les hémisphères, qui sont pleins. Toutefois, ces derniers sont très volumineux, ainsi que le cervelet, en forme de masse triangulaire, recouvrant en partie la fosse rhomboïdale.

Cerveau des Sélaciens (fig. 594). — Le cerveau des Sélaciens est caractérisé, chez la plupart des espèces, par le grand développement du *cerveau antérieur*, à forme variable, et divisé très généralement en deux hémisphères. Leurs cavités ventriculaires, de dimensions très variables, communiquent en arrière avec le troisième ventricule. Les parois ne se différencient pas en pallium et ganglions basilaires ; l'épaisseur et la structure sont les mêmes en tous les points, caractère qui élève singulièrement les Sélaciens au-dessus de tous les autres Poissons. Par contre, un caractère d'infériorité consiste dans le développement extrême des lobes olfactifs. Ces lobes, volumineux, divisés souvent en lobules, se rattachent parfois directement au cerveau, d'autres fois y sont reliés par de longs tractus olfactifs. Ils sont creusés d'une cavité qui est une dépendance des ventricules latéraux.

Le *cerveau intermédiaire* est toujours peu développé ; le troisième ventricule est creusé à son intérieur. Les parois latérales sont tapissées par une couche de substance grise (*substance cavi-*

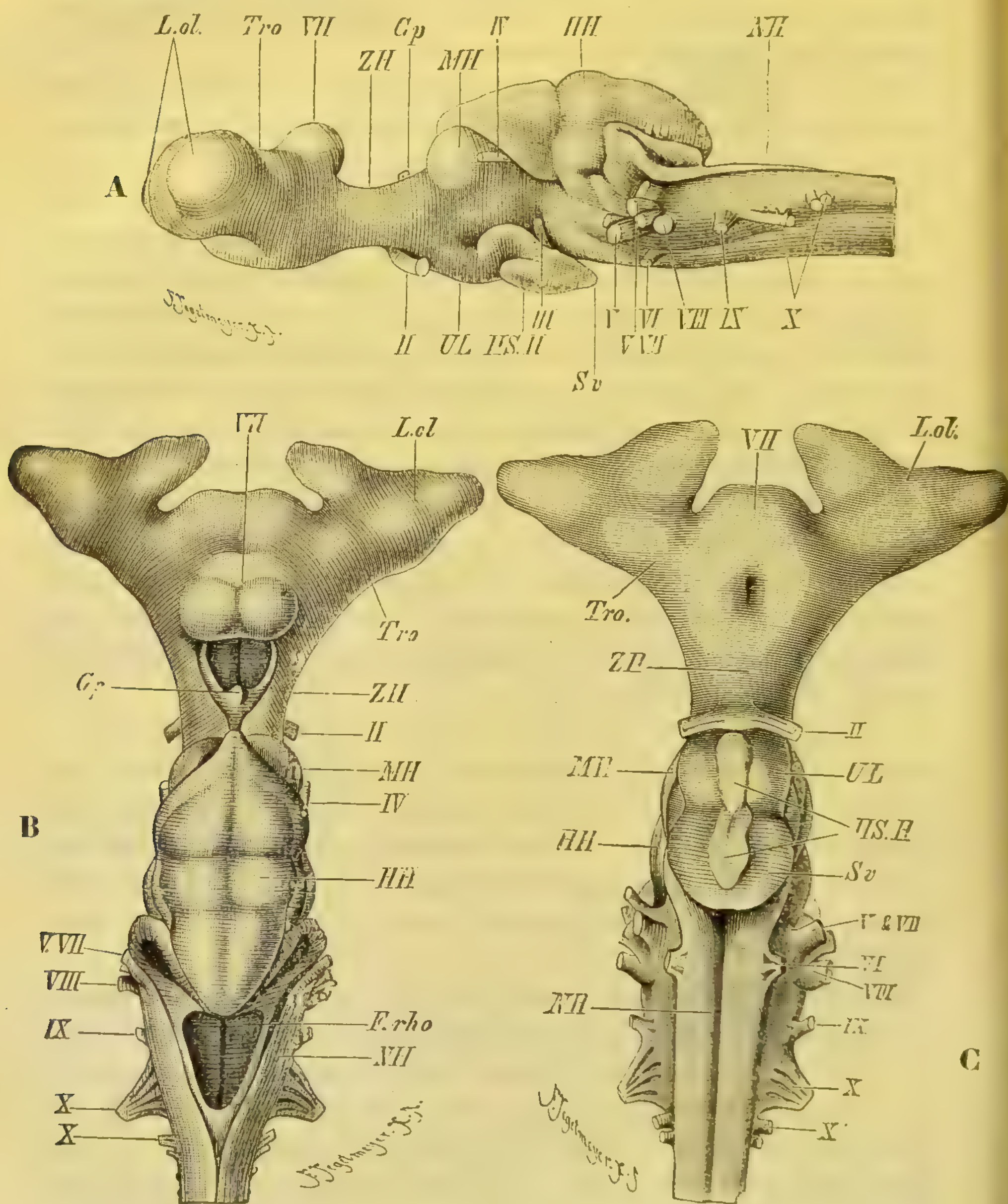


Fig. 594. — Cerveau de *Scyllium*. — *Tro*, tractus olfactif; *UL,* lobes inférieurs; *HS*, pédoncule de l'hypophyse ; *Sv*, sacs vasculaires; *F.rho*, fossette rhomboïdale ; les autres lettres comme dans la figure 593 (Wiedersheim).

taire de Meynert) ; mais il n'existe pas de couches optiques proprement dites ; elles sont représentées par deux petits tubercules (*tubercules intermédiaires*), unis par un pont de substance grise, la *commissure grise*.

Le plafond du troisième ventricule est, comme dans le cas général, réduit à une mince couche épithéliale doublée par la pie-mère.

L'épiphyse est très réduite ; c'est un corps filiforme creux, placé à la partie postérieure du thalamencéphale.

Inférieurement, le troisième ventricule se termine par l'infundibulum, au fond duquel est attachée l'*hypophyse*, ici toujours compacte et sans aucune cavité. De chaque côté de l'hypophyse, se trouvent des replis dépendant de l'infundibulum ; ce sont les *lobes inférieurs* (*UL*), creusés chez les Requins d'une cavité en communication avec le troisième ventricule ; pleins au contraire chez les Raies. Enfin, en arrière, tout contre l'hypophyse elle-même, sont deux petites masses gonflées de sang, les *sacs vasculaires* (*sv*). Elles aussi sont des dépendances de l'infundibulum. Toutes ces parties sont attachées à la face inférieure du cerveau moyen, et décrites souvent avec ce dernier ; mais au point de vue morphologique, ce sont évidemment des dépendances du thalamencéphale.

Le *mésencéphale* est constitué par les tubercules bijumeaux, et creusé de l'aqueduc de Sylvius.

Le *cerveau postérieur* est surtout caractérisé par l'extrême développement du cervelet, qui se montre comme une masse volumineuse, recouvrant partiellement le mésencéphale et la fosse rhomboïdale, et très souvent divisée par des sillons en lobules et en circonvolutions. On trouve même un représentant, à vrai dire très réduit, du pont de Varole, dans des fibres transversales allant d'un lobe du cervelet à l'autre, en passant au-dessous du cerveau.

Au-dessous du cervelet se trouve la portion antérieure du quatrième ventricule. Celui-ci se prolonge dans le *myélencépale*, fort développé, et présentant une fosse rhomboïdale assez large. Le fond de cette fosse présente un sillon médian, bordé de chaque côté par une bandelette saillante, l'*éminence teres*. Les bords de la fossette sont eux-mêmes épaissis en chapelet : ce sont les *corps restiformes*, qui sont les noyaux du nerf vague (*X*) ; ils se prolongent le long du bord postérieur du cervelet et se terminent dans un renflement irrégulier, le *lobule du trijumeau*, d'où part ce nerf (*V*).

En résumé, le système nerveux des SÉLACIENS s'élève notablement au-dessus de celui des Cyclostomes, et, s'il conserve quelques caractères d'infériorité (lobes olfactifs volumineux, etc.), le développement considérable des hémisphères et du cervelet élèvent les Sélaciens même au-dessus des autres groupes de Poissons.

Cerveau des Téléostéens (1). — Le cerveau des Téléostéens présente la plus grande variabilité ; nous sommes forcé de nous en tenir aux traits généraux ; le cerveau moyen et le cerveau postérieur sont les parties prépondérantes ; le cervelet, quoique moins

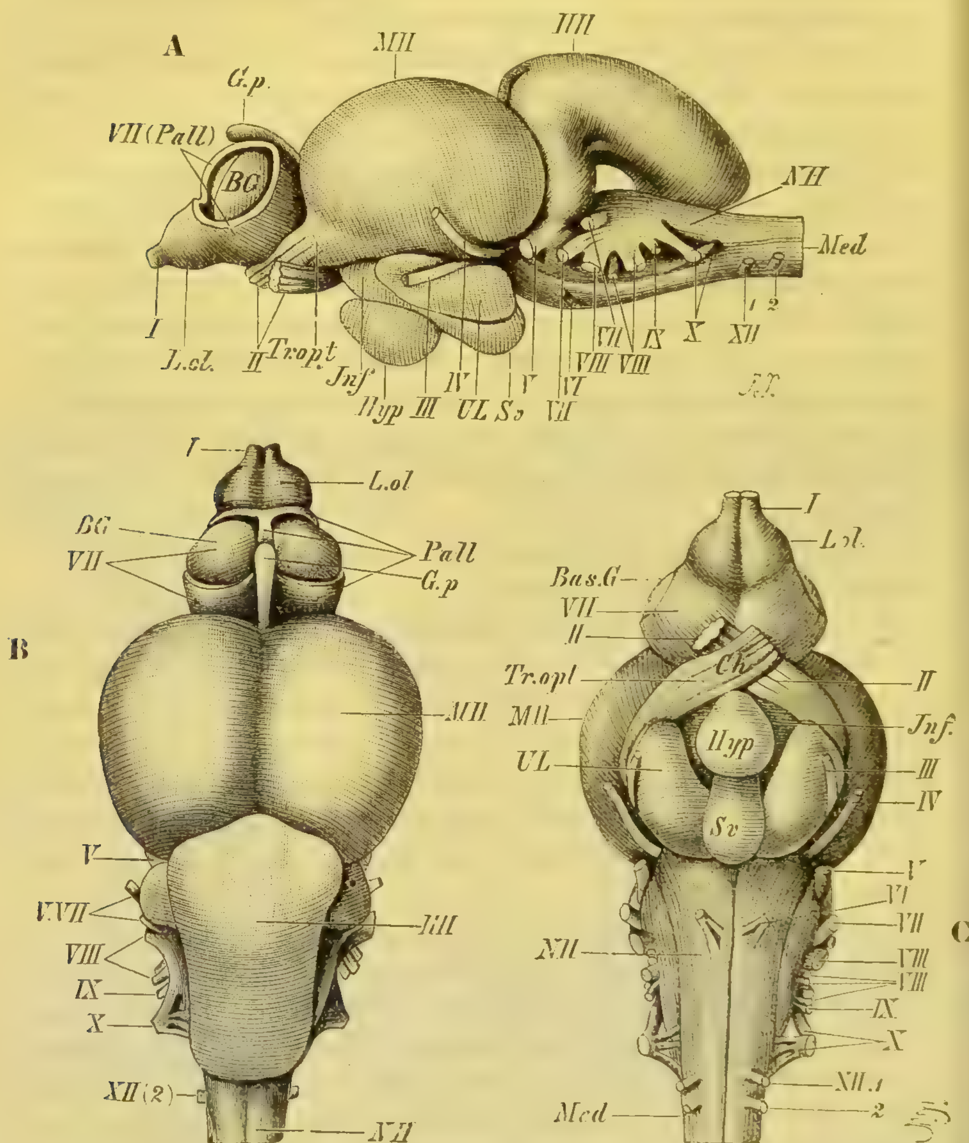


Fig. 595. — Cerveau de *Saumon*. — *Pall*, pallium, partiellement enlevé pour montrer les ganglions basilaires *BG*; *Tr.opt*, bandelette optique ; *Ch*, chiasma des nerfs optiques ; *Jnf*, infundibulum ; *UL*, lobes inférieurs ; *sv*, sac vasculaire ; les autres lettres comme dans la figure 593 (Wiedersheim).

développé que chez les Sélaciens, et ne présentant que rarement (*Scomber*) des circonvolutions, est cependant assez volumineux, généralement allongé ; il recouvre en arrière plus ou moins com-

(1) Rabl-Rückhard, *Arch. An und Ph.*, 1882, 1883 ; — *Deutsche med. Wochenschrift*, n° 33, 1884.

plètement la fosse rhomboïdale. En avant, il présente également une saillie volumineuse, mais elle pénètre à l'intérieur du cerveau moyen, au sein même de l'aqueduc de Sylvius, dilaté à cet effet, et constitue la *valvule du cervelet;* naturellement elle n'est pas visible de l'extérieur; il faut pour la voir inciser la partie supérieure des *tubercules bijumeaux*. Ceux-ci sont extrêmement volumineux, au moins en apparence, puisqu'une partie de leur masse est en réalité une dépendance du cervelet. Leur développement est en rapport avec celui des organes de la vision. Chez les espèces aveugles des cavernes (*Amblyopsis*), ils sont rudimentaires.

Le *cerveau intermédiaire* est réduit à ses parties appendiculaires: l'*épiphyse*, longue et filiforme comme chez les Sélaciens, et creusée d'une cavité centrale; l'*hypophyse*, accompagnée, encore comme chez les Sélaciens, par les *lobes inférieurs* et les *sacs vasculaires*. Ces parties sont attachées à la face inférieure du cerveau moyen. Le cerveau antérieur est formé des deux hémisphères, à l'intérieur desquels sont creusés les ventricules latéraux.

La paroi supérieure, qui, chez les Vertébrés plus élevés, constitue la portion principale de cette région, les hémisphères proprement dits, reste tout à fait mince, et constitue un *pallium* (*Pall*), qui a longtemps passé inaperçu, mais a été mis en évidence par Rabl-Rückhard. Au contraire la partie inférieure, correspondant aux corps striés et à l'insula de Reil des Mammifères, prend la prédominance, et donne les *ganglions basilaires* (*BG*). C'est de là que partent les lobes olfactifs, en général peu volumineux, sauf chez le Congre où ils sont énormes. Ils ne sont pas creusés d'une cavité intérieure. Tantôt ils sont directement attachés aux hémisphères, tantôt ils y sont reliés par des tractus longs et grêles.

Cerveau des Ganoïdes et des Dipneustes (1). — C'est à dessein que nous avons réservé jusqu'à présent l'étude du cerveau des *Ganoïdes* et des *Dipneustes*. Le cerveau des types étudiés plus haut présente en effet des caractères assez spéciaux, qui ne permettent pas d'en déduire le cerveau des types plus élevés. Au contraire, le cerveau des Ganoïdes et des Dipneustes se rattache d'une façon tout à fait nette au cerveau des Batraciens. Cela est du reste en harmonie avec les considérations phylogéniques émises précédemment. C'est parmi les Ganoïdes et les Dipneustes qu'il faut rechercher la souche originelle des Batraciens. Les Sélaciens et les Téléostéens constituent des groupes fermés, dérivés eux-mêmes des Ganoïdes, mais qui n'ont donné naissance à aucun

(1) Wiedersheim, M. J., 1880.

autre type. Nous trouvons du reste, parmi les Ganoïdes, des types (*Lepidosteus*, *Amia*), dont le cerveau fait le passage à celui des Téléostéens.

Les caractères saillants du cerveau dans les deux groupes qui nous occupent sont : la disposition allongée de l'ensemble du cerveau la prédominance du cerveau antérieur et des lobes olfactifs qui y sont attachés, la disparition presque complète des lobes inférieurs et des sacs vasculaires, la réduction du cervelet à l'état d'une simple commissure transversale, formant un bourrelet en avant de la fosse rhomboïdale. Ce sont là autant de caractères qui rattachent d'une façon étroite ce cerveau au type que nous allons trouver chez les Urodèles. Un autre caractère important du cerveau des Ganoïdes et des Dipneustes est la situation proéminente du cerveau moyen et du cerveau postérieur, qui sont à un niveau plus élevé que les autres parties de l'encéphale. Un angle très net existe entre le mésencéphale et le métencéphale, indication d'une flexion nucale plus grande que dans les autres groupes.

B. **Batraciens** (1). — Comme pour les Poissons, toutes les parties du cerveau des Batraciens sont disposées sur un même plan horizontal (fig. 596).

Toutes sont d'ailleurs parfaitement individualisées : on peut rattacher d'une façon complète la disposition générale à ce que nous avons vu réalisé chez les Ganoïdes, notamment en ce qui concerne les *Urodèles*. Les *Anoures* s'en écartent déjà davantage. Enfin les *Gymnophiones* présentent des caractères de supériorité très nets qui leur donnent dans le groupe une place tout à fait à part.

1° La fossette rhomboïdale du *métencéphale* a une forme triangulaire très régulière ; ses bords épaissis constituent les *corps restiformes*. Chez les *Tritons* et les *Gymnophiones*, elle est à peu près complètement recouverte par le cerveau moyen qui s'est énormément développé ; mais, dans tous les cas, elle est limitée en dessus par une mince lamelle épendymaire, doublée elle-même par un plexus vasculaire de la pie-mère.

Les diverses productions qui étaient apparues chez les Poissons dans cette région (lobes du nerf vague, du trijumeau) tendent à disparaître.

2° Le *cerveau postérieur* confondu sur la face ventrale avec l'arrière-cerveau ne se distingue dorsalement que par le cervelet, réduit à une simple commissure formant la base antérieure de la fossette rhomboïdale.

(1) Stieda, *Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien*. Z. W. Z., t. XXV, 1875.

3° Le *mésencéphale*, qui constitue chez les *Urodèles* une portion rétrécie, une sorte de col reliant le cerveau antérieur au cerveau postérieur, est au contraire, chez les *Anoures*, la portion

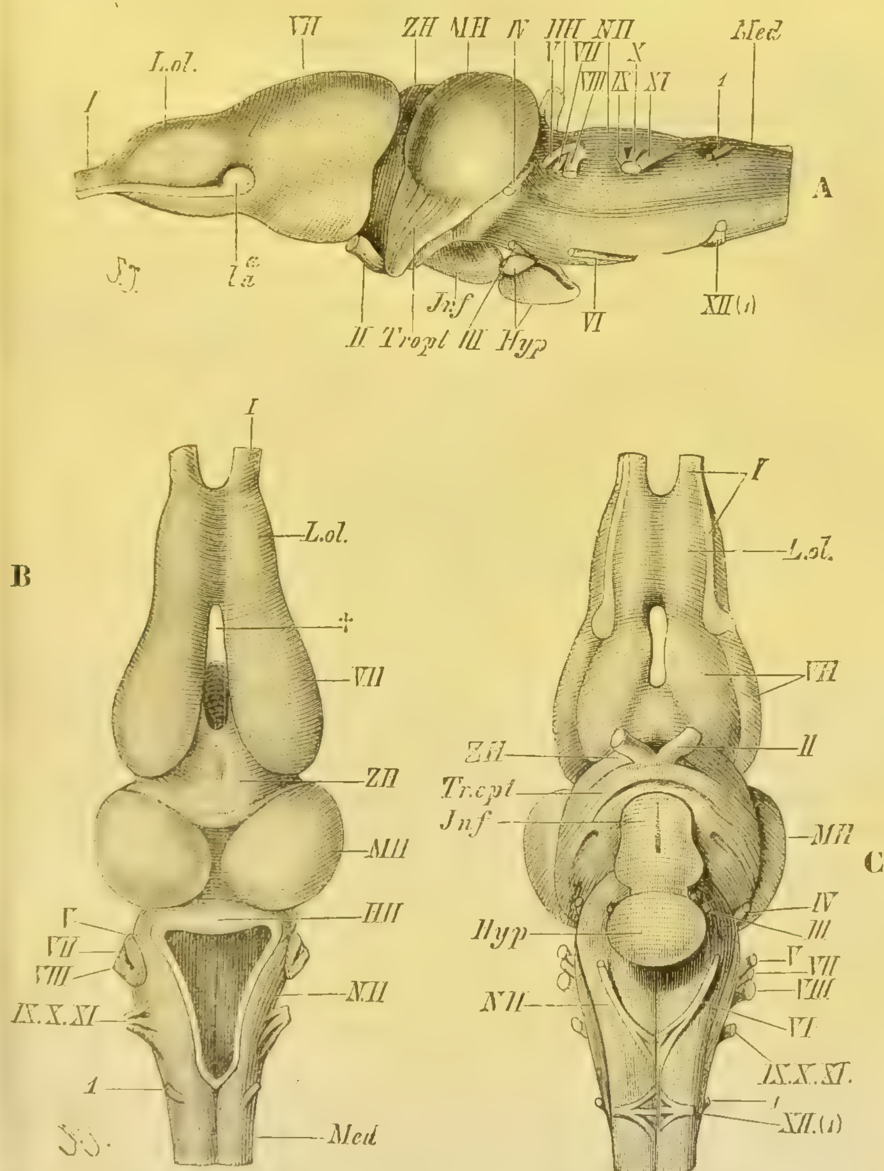


Fig. 596. — Cerveau de *Rana esculenta*. — †, scissure interhémisphérique; en arrière la lamelle terminale, en avant la commissure des lobes olfactifs; *Tr. opt.*, bandelettes optiques; *Jnf*, infundibulum; les autres lettres comme dans la figure 593 (Wiedersheim).

la plus large de l'encéphale. Elle présente dorsalement deux gros mamelons, les tubercules bijumeaux, qui dans certains types (*Tritons*, *Gymnophiones*) sont assez volumineux pour s'étendre en arrière sur le cerveau postérieur et l'arrière-cerveau.

L'aqueduc de Sylvius, réduit à l'état de simple canal chez les Pérennibranches, est au contraire, chez les *Salamandrines*, un véritable ventricule; chez les *Anoures*, il s'est élargi transversalement. Chez la *Rana*, il se divise même, et chaque tubercule a un ventricule distinct, communiquant séparément en avant et en arrière avec le troisième et le quatrième ventricule.

4° Le *thalamencéphale* est toujours plus étroit, et, chez les *Urodèles*, peu distinct du mésencéphale. Le troisième ventricule, creusé à son intérieur, a un orifice dorsal assez réduit, recouvert comme ailleurs par une membrane épendymaire, et par les plexus choroïdiens, où se trouve insérée l'épiphyse, ici fort réduite. Inférieurement le thalamencéphale se termine par le *tuber cinereum* ou infundibulum, et par l'hypophyse, attachée au cerveau moyen, dont elle cache la surface ventrale.

5° Les *hémisphères cérébraux* sont placés tout à fait en avant, et en continuité avec les lobes olfactifs, dont les sépare seulement une légère dépression. Complètement séparés chez les *Urodèles*, où ils ne sont reliés que par la commissure antérieure placée tout à fait en avant du thalamencéphale, ils sont chez les *Anoures* unis par une mince lamelle grise (*lame terminale*) sur la face ventrale, et au niveau de la naissance des lobes olfactifs par une large commissure. Entre les deux commissures, ils sont séparés par une fente, la scissure interhémisphérique. Chez les *Gymnophiones*, les hémisphères prennent un énorme développement et forment les quatre cinquièmes de la longueur du cerveau.

C. **Reptiles**. — Le cerveau des Reptiles présente sur celui des groupes déjà étudiés une remarquable supériorité, d'autant plus grande qu'on va des *Sauriens* aux *Crocodiliens*. L'un des caractères les plus importants est la présence des courbures encéphaliques définies précédemment : elles sont surtout nettes dans l'embryon; plus tard elles s'effacent plus ou moins. C'est chez les *Agames* qu'elles sont le mieux conservées. Elles sont au contraire réduites au minimum chez les *Ophidiens*, où la disposition est presque horizontale.

1° Le *myélencéphale* est plus réduit que dans les groupes inférieurs. La fosse rhomboïdale, ouverte par une simple fente chez les *Plagiotrèmes*, est plus large chez les *Crocodiliens* (1) et surtout chez les *Chéloniens*.

Sur le plancher du quatrième ventricule se distinguent de part et d'autre du sillon médian, principalement chez les Crocodiliens, deux cordons blancs, les *éminences teres*, et latéralement deux tu-

(1) Rabl-Rückhard, *Das Centralnervensytem des Alligators*. Z. W. Z., t. XXX, 1878.

bercules d'où partent les nerfs auditifs. Cette disposition se retrouve tout à fait semblable, dans les groupes plus élevés.

2° Le *cervelet* est tantôt réduit à une commissure transversale (*Anguis*, *Lacerta*), (fig. 597, *Cb*), tantôt développé en une masse volumineuse (*Chéloniens*, *Agames*), qui recouvre plus ou moins complètement la fosse rhomboïdale. Tous les passages existent à cet égard. Chez les *Crocodiliens*, la différenciation est plus marquée. Sur les côtés du renflement principal médian, se voient deux appendices latéraux, qui indiquent ce qui va se passer chez les Oiseaux. Les pédoncules cérébelleux eux-mêmes commencent à se différencier.

3° Le *cerveau moyen* montre à la face dorsale les deux tubercules bijumeaux ; mais déjà, commencent à apparaître en arrière deux nouveaux tubercules (*Anguis*, Chéloniens), à la vérité petits

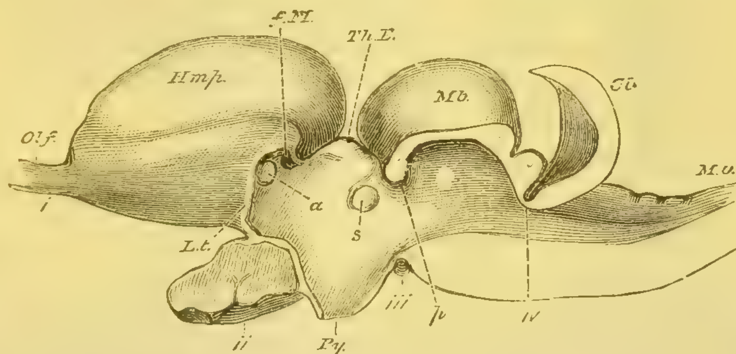


Fig. 597. — Coupe sagittale de l'encéphale d'un Lézard (*Psammosaurus bengalensis*). — *M.O*, moelle allongée ; *Cb*, cervelet; *Mb*, tubercules bijumeaux; *ThE*, thalamencéphale; *a*, *p*, commissures blanches antérieure et postérieure; *3*, commissure grise (?) ; *Py*, infundibulum ; *fM*, trou de Monro; *Lt*, lame terminale; *Hmp*, hémisphère; *Olf*, bandelette olfactive; *i*, nerf olfactif; *ii*, chiasma des nerfs optiques ; *iii*, oculomoteur; *iv*, représentant de la valvule de Vieussens (Huxley).

et peu visibles; c'est la première indication des tubercules postérieurs ; les tubercules bijumeaux vont devenir en effet *quadrijumeaux*.

4° Le *cerveau intermédiaire* est à peine visible sur la face supérieure, où l'*épiphyse* le représente à peu près seule. A la face inférieure, au contraire, il est bien représenté par le chiasma des nerfs optiques et par l'*infundibulum* et l'*hypophyse*, qui s'étendent sur le cerveau moyen, sauf chez les *Chéloniens* où l'infundibulum est dirigé en avant. Le *troisième ventricule* est peu ouvert; dans ses parois, se sont développées les couches optiques, sous forme de saillies très nettes.

5° Les *hémisphères* sont très développés et constituent en général la partie la plus volumineuse de l'encéphale.

Chez les *Plagiotrèmes*, ils sont absolument lisses; mais chez

les *Chéloniens* et les *Crocodiliens*, apparaît la *scissure* de *Sylvius*,

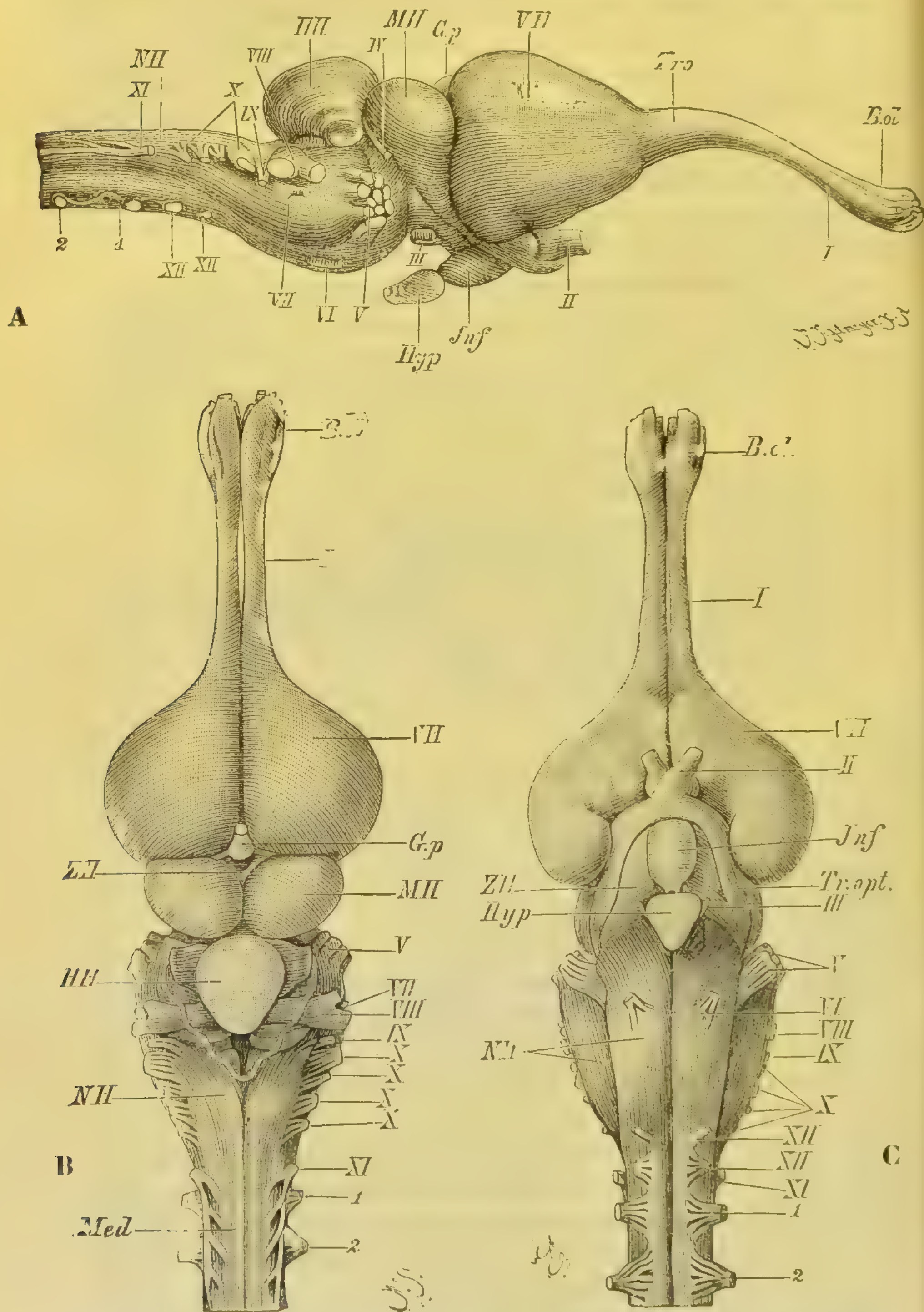


Fig. 598. — Cerveau de *Crocodilus*. — *Jnf*, infundibulum; *Tr.opt.*, bandelette optique; *Tro*, bandelette olfactive; *B.ol*, bulbe olfactif; les autres lettres comme dans la figure 593 (Wiedersheim).

qui détermine la formation d'un lobe temporal. A leur intérieur

se trouvent les ventricules latéraux, et la paroi ventrale, considérablement épaissie, constitue un *corps strié* tout à fait défini, notamment chez les *Crocodiliens*, où son développement réduit souvent à fort peu de chose la cavité même des ventricules. En avant des hémisphères, se trouvent les lobes olfactifs, qui en général s'étirent de façon à atteindre une grande longueur. Ils se présentent alors comme des *bandelettes olfactives* dont chacune se termine par un *bulbe olfactif*. C'est la forme qu'ils ont chez les Vertébrés supérieurs.

Les hémisphères sont contigus sur la ligne médiane. Dans certains types, ils commencent même à être réunis l'un à l'autre par des tractus de nature nerveuse, qui forment les rudiments du corps calleux et du trigone. On voit déjà chez l'*Hatteria* des traces de cet appareil commissural ; mais ce n'est que chez les *Crocodiliens* qu'elles deviennent tout à fait nettes.

D. **Oiseaux** (fig. 599) (1). — Le cerveau des Oiseaux s'élève notablement au-dessus de celui des Reptiles, auquel d'ailleurs il se rattache, par le développement considérable des hémisphères et du cervelet. Ce dernier recouvre complètement la fosse rhomboïdale. Sa masse principale est incisée par une série de dix à vingt sillons transversaux, dont le rôle est d'augmenter notablement la surface de l'organe, c'est-à-dire la quantité de substance grise ou de cellules nerveuses qui le revêt. Ces circonvolutions sont particulièrement nettes sur des coupes sagittales, où la substance blanche centrale prend un aspect arborescent, connu sous le nom d'*arbre de vie* (fig. 600). De chaque côté du cervelet, se trouvent deux appendices latéraux plus ou moins festonnés, les *flocculi*, nets surtout chez les *Rapaces*, les *Perroquets*, etc. Ils sont à peine visibles chez les *Gallinacés*. Des fibres commissurales représentent le pont de Varole, mais cet organe n'est pas nettement indiqué. Les pédoncules cérébelleux sont très nets. Les deux antérieurs sont unis par une membrane mince, la *valvule de Vieussens*, qui représente le plafond primitif du métencéphale en cette région.

Le *mésencéphale* est entièrement recouvert sur la ligne médiane par les hémisphères et le cervelet. Les *tubercules bijumeaux* sont rejetés latéralement. Ils sont creusés chacun d'un ventricule qui communique avec l'aqueduc de Sylvius.

Le *thalamencéphale* n'est visible qu'après l'ablation du cervelet. Le plafond présente sa structure ordinaire et donne en arrière insertion à l'épiphyse. Les parois latérales montrent deux couches optiques peu volumineuses, mais très nettes ; au-dessous est l'hy-

(1) Stieda, *Centrales Nervensystem der Vögel und Säugethiere*, Z. W. Z. t. XXIX, 1877.

pophyse, avec les bandelettes optiques très développées et le chiasma.

Les *hémisphères* sont gros et courts ; ils commencent à se dé-

Fig. 599. — Cerveau de Poule. Les lettres comme dans les figures précédentes de Wiedersheim.

velopper à la partie postérieure, où ils atteignent le cervelet. Ils commencent également à montrer quelques circonvolutions, en particulier, sur la face ventrale, un rudiment de la *scissure de Sylvius* et, sur la face dorsale, un sillon longitudinal, parallèle à la scissure inter-hémisphérique, et parfois rejoint dans la région an-

téro-externe par un nouveau sillon presque transversal. Ces sillons sont surtout visibles chez les Oiseaux à intelligence développée (Perroquet, Pie, etc.).

Il n'existe pas d'appareil commissural unissant les deux hémisphères, qui sont simplement juxtaposés. Les lobes olfactifs sont très réduits, et manquent chez quelques Oiseaux.

E. **Mammifères**. — Avec les MAMMIFÈRES, nous atteignons la dernière étape que présente le développement progressif du cerveau. Mais dans le groupe même, il existe suivant les ordres de grandes différences :

1° L'un des caractères distinctifs du cerveau des Mammifères est le grand développement de la courbure nucale, au point où le cerveau fait suite à la moelle ; le bulbe lui-même n'offre rien de

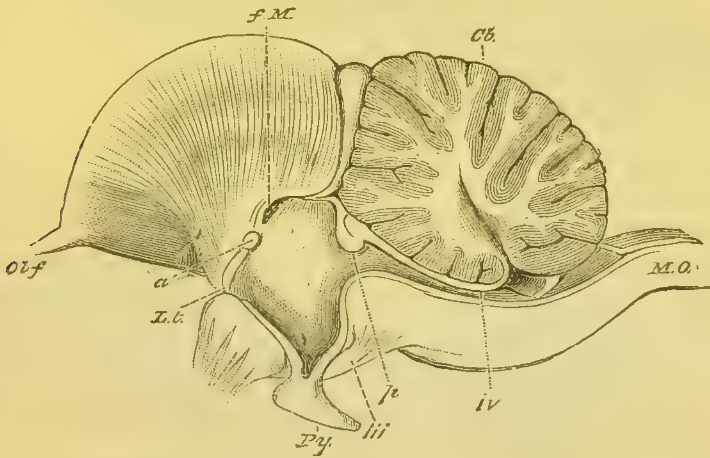


Fig. 600. — Coupe sagittale du cerveau d'un Oiseau (*Meleagris Gallopavo*). Mêmes lettres que pour la figure 597 (HUXLEY).

particulier; la fosse rhomboïdale est en général recouverte par le cervelet.

2° Ce dernier atteint un volume énorme. Il se divise nettement en trois lobes, un *vermis* médian, et deux *lobes latéraux* ou *hémisphères*. Ces derniers, encore peu développés dans les types inférieurs (*Marsupiaux*), acquièrent un volume plus grand à mesure qu'on s'élève dans la série ; chez les *Primates*, ils constituent la majeure partie du cervelet, le vermis se réduisant à un simple bourrelet longitudinal. Des lobules accessoires viennent s'ajouter à ces parties : ce sont les *flocculi*, ou lobules du pneumogastrique, et les lobules auriculaires, très développés chez les *Marsupiaux*, les *Rongeurs*, les *Carnivores*, nuls chez l'Homme et l'Éléphant. Le cervelet est couvert de sillons et de circonvolutions tantôt en forme de lamelles régulières, tantôt au contraire en forme de lobules contournés dans tous les sens (Chat, Cheval).

Le *pont de Varole*, très peu net chez les Marsupiaux et les Monotrèmes, se développe dans les formes supérieures.

3° Le *mésencéphale* présente les quatre *tubercules quadrijumeaux*, mais les postérieurs ne sont pas développés chez les Monotrèmes, plus rapprochés des Reptiles. Il est à noter que le cerveau moyen se réduit à mesure qu'on s'élève dans la série, et cela aux dépens du cerveau antérieur, notamment des couches optiques. Très volumineux chez les *Marsupiaux* et les *Insectivores*, les tubercules quadrijumeaux diminuent chez les *Ruminants* et les *Carnivores* et sont très petits chez l'Homme.

4° Le *thalamencéphale* présente les parties ordinaires : *troisième ventricule*, *infundibulum*, *hypophyse*, *couches optiques* très volumineuses.

Le plafond est constitué par une mince *membrane tectrice* épendymaire, doublée par les plexus choroïdiens.

Mais tout cet ensemble n'est pas visible, étant recouvert par les parties dépendant du *protencéphale*.

5° Cette dernière partie du cerveau est de beaucoup la plus caractéristique des Mammifères. Les deux hémisphères qui la forment ont un volume bien plus grand que dans les autres classes. Ils se développent surtout par leur partie postérieure, de façon à recouvrir le reste du cerveau, et, chez l'Homme, ils cachent même la face supérieure du cervelet. Par suite de cet accroissement postérieur, le trou de Monro, qui arrivait, chez les autres Vertébrés, à la partie postérieure du ventricule latéral, est maintenant en avant de celui-ci.

Les *corps striés*, développés aux dépens de la paroi ventrale de ces ventricules, au lieu d'être en avant des couches optiques, sont sur les côtés de celles-ci.

Un des traits capitaux de l'anatomie du cerveau antérieur des Mammifères est la présence de l'*appareil commissural* qui unit les deux hémisphères.

Dans l'embryon, ils sont simplement juxtaposés, et séparés l'un de l'autre par un espace, la *scissure interhémisphérique*, tapissée par la pie-mère, et couverte par un repli de la dure-mère, la *faux du cerveau*. Cette scissure s'étend inférieurement jusqu'au plafond du troisième ventricule, et le repli de la pie-mère y vient rejoindre la toile choroïdienne.

Bientôt, les deux hémisphères s'unissent, immédiatement au-dessus de la toile choroïdienne, par une commissure qui est le *trigone cérébral;* une autre commissure se forme un peu plus haut, vers le milieu de la scissure, et devient le *corps calleux* (fig. 601).

La portion de paroi des hémisphères comprise entre ces deux

commissures reste excessivement mince, et forme le *septum lucidum*, qui sépare les deux ventricules latéraux.

Entre les deux lames du septum, se trouve une petite cavité, qu'on a improprement appelée le *cinquième ventricule*. C'est purement une portion de la scissure interhémisphérique qui a été isolée, et qui est encore tapissée intérieurement par une membrane

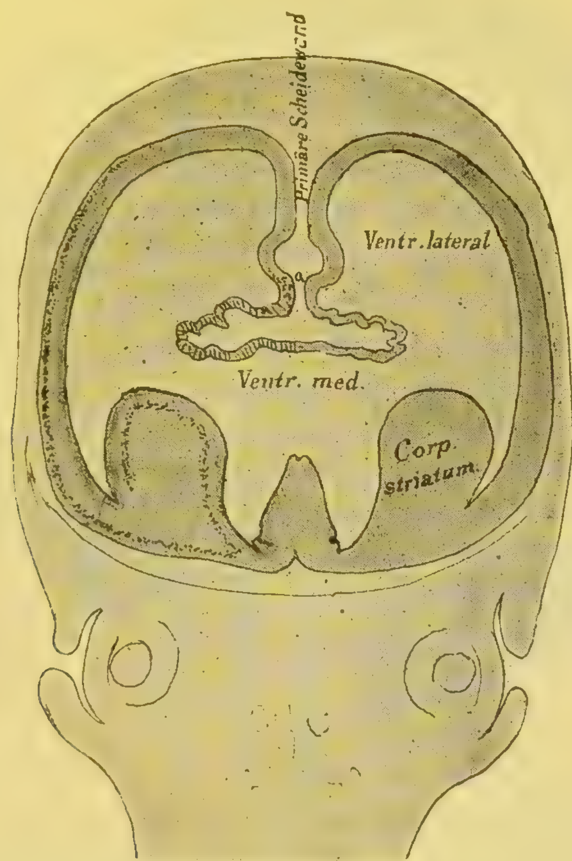


Fig. 601. — Coupe frontale d'un embryon humain de deux mois et demi, montrant les hémisphères entièrement séparés : *a*, point où se formera le trigone cérébral ; au-dessus, place du cinquième ventricule (EDINGER).

dépendant de la pie-mère, mais qui ne conserve avec celle-ci aucun rapport de continuité.

Le trigone cérébral, plus ancien ontogéniquement que le corps calleux, est aussi plus constant que ce dernier, qui est rudimentaire chez les *Monotrèmes* et les *Marsupiaux*.

Enfin un dernier point important est l'apparition des *sillons* et des *circonvolutions* (*gyri*) à la surface des hémisphères. La plus grande variété règne à cet égard parmi les Mammifères, qui suivant que les circonvolutions sont absentes ou présentes, pourront être *lissencéphales* ou *gyrencéphales*.

Il n'est d'ailleurs pas possible de voir dans cette division une corrélation avec les divers ordres de Mammifères. La lissencéphalie se produit dans les ordres les plus variés ; on la rencontre chez l'Ornithorhynque, la Taupe, les Chéiroptères, beaucoup de Rongeurs, et même parmi les Singes, chez l'Ouistiti. Par contre,



Fig. 602. — Coupe sagittale de l'encéphale de l'Homme : — 1, corps calleux ; 2, septum lucidum ; 3, trigone cérébral ; 4, commissure blanche antérieure ; 5, tubercules mamillaires ; 6, commissure grise ; 7, chiasma des nerfs optiques ; 8, hypophyse ; 9, pont de Varole ; 10, moelle allongée ; 11, cervelet ; 12, quatrième ventricule ; 13, pédoncules cérébelleux postérieurs ; 14, valvule de Vieussens ; 15, tente du cervelet ; 16, épiphyse ; 17, commissure postérieure ; 18, rênes de l'épiphyse (bords épaissis du plafond du troisième ventricule) ; 19, troisième ventricule ; 20, toile choroïdienne, doublant le toit épendymaire du troisième ventricule ; 21, trou de Monro ; 22, tubercules quadrijumeaux ; 23, fente cérébrale de Bichat.

l'Échidné est gyrencéphale. Il semble d'autre part qu'il n'y ait pas une liaison bien nette entre les circonvolutions et le développement intellectuel de l'animal, le Mouton en a bien plus que le Chien.

Le plan même de ces circonvolutions est fort variable, même dans l'intérieur d'un ordre, et il n'est guère possible de ramener leur disposition à des règles générales. Les dessins de la figure 603

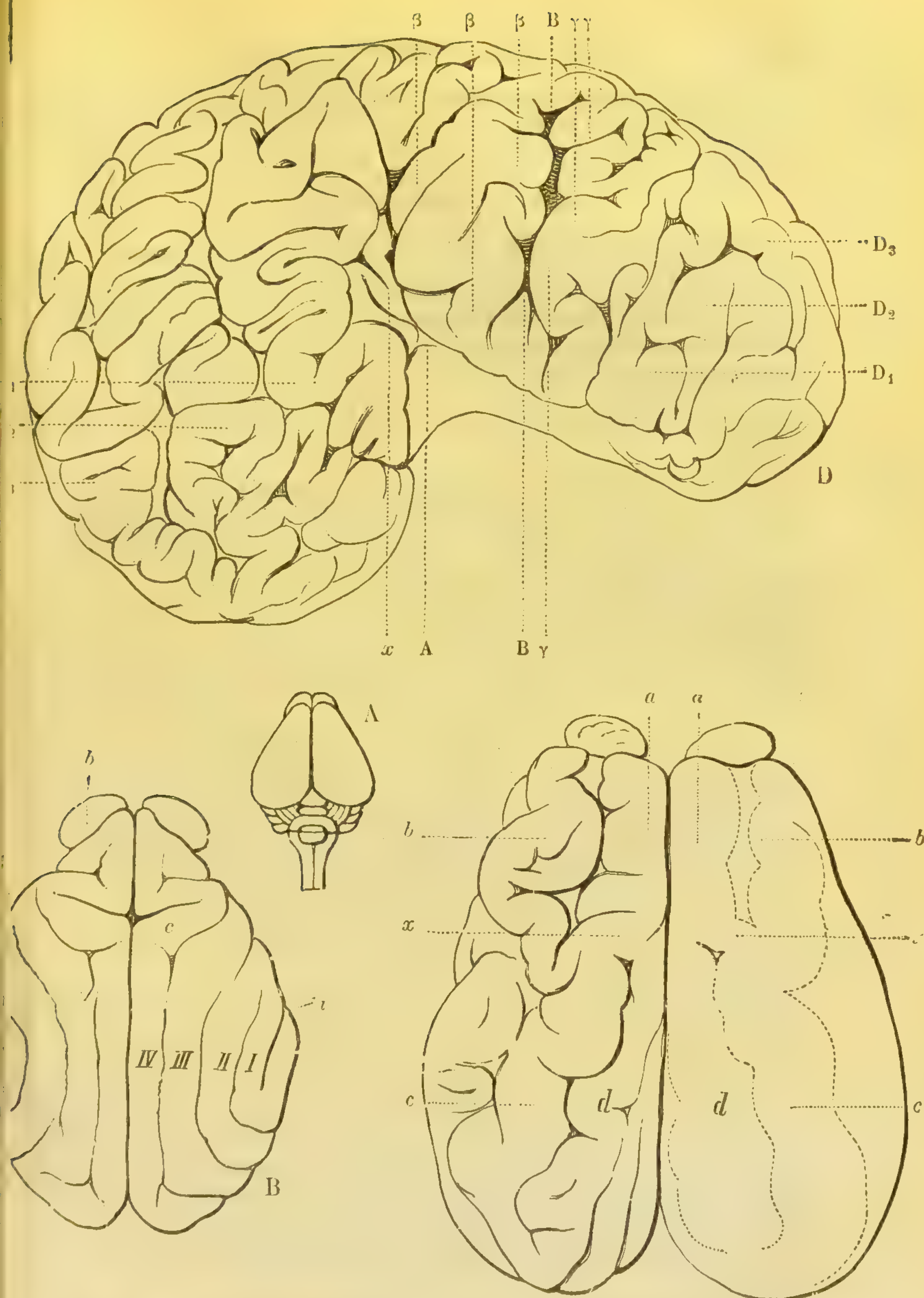


Fig. 603. — Hémisphères cérébraux de divers Mammifères. — A, Taupe (type lissencéphale). — B, Renard (type crucial) : *a*, scissure de Sylvius; *b*, lobe olfactif; *c*, sillon crucial; *I*, *II*, *III*, *IV*, les quatre circonvolutions primitives. — C, Mouton. La troisième circonvolution primitive, simple en *x*, se divise en avant (*a*, *b*), et en arrière (*c*, *d*), en deux branches. — D, Éléphant : *A*, scissure de Sylvius; *B*, sillon de Rolando ; β, γ, circonvolutions centrales postérieure et antérieure; C_1, C_2, C_3, les trois circonvolutions primitives en arrière : D_1, D_2, D_3, leurs prolongements en avant.

en montrent quelques exemples, qui nous dispensent d'insister davantage à cet égard (1).

§ 3. — *Nerfs rachidiens.*

Les nerfs qui émanent de la moelle épinière sont des nerfs mixtes contenant à la fois des fibres centripètes et des fibres centrifuges.

Mais chacun d'eux naît par deux racines : une racine *ventrale*, formée exclusivement de fibres motrices, une *racine dorsale*, exclusivement sensitive. Cette dernière présente sur son trajet, un peu avant de s'unir à la racine ventrale, un ganglion appelé *ganglion spinal.*

Des deux racines, la dorsale apparaît beaucoup plus tôt dans l'ontogénie; avant même que le tube médullaire soit fermé, les racines dorsales se forment aux dépens de l'épiblaste, sur les côtés, mais indépendamment de la gouttière médullaire. Elles se montrent tout d'abord toutes unies les unes aux autres, sous la forme d'un bourrelet, d'une crête longitudinale continue attachée à l'épiblaste (2). Lorsque les replis de la gouttière se sont rejoints sur la ligne médiane, la crête qui a suivi le mouvement vient s'attacher à la région dorsale du tube médullaire. C'est alors la *crête neurale* de Balfour. Les racines des divers nerfs se séparent alors les unes des autres. Les racines ventrales n'apparaissent que plus tard.

Dans les Vertébrés supérieurs, à partir des Batraciens, le point de sortie des différentes racines est d'une extrême régularité ; les nerfs sont disposés par paires, et les quatre racines qui correspondent à chaque paire sortent de la moelle au même niveau.

Les racines s'unissent avant d'avoir quitté le canal neural de la colonne vertébrale, et les nerfs mixtes qui en résultent sortent du canal par des *trous de conjugaison*, placés entre les apophyses transverses de deux vertèbres successives.

La disposition n'est pas la même chez les Poissons, et il importe de rappeler que, chez les Cyclostomes, il y a une alternance presque comparable à celle que nous avons signalée chez l'*Amphoxius;* en effet, les racines dorsales naissent toujours entre deux racines ventrales; de plus, l'insertion de deux racines dorsales d'une même paire n'est pas placée exactement au même niveau. Les racines sensitives s'unissent aux racines motrices (ventrales) immédiatement postérieures, mais seulement après avoir traversé l'enveloppe de la moelle; le ganglion spinal est lui-même placé en dehors.

(1) Broca, *Anat. comp. des circonvol. cérébrales.* Rev. d'Anthropol., 1878. *Circonv. des Ongulés et des Zonoplacentaires:* Krüg, Z. W. Z., t. XXXI et XXXIII, 1879-81 ; — *des Carnivores et des Primates;* — Familions, Bern, 1865; — *de l'Homme et des Anthropomorphes:* Bischoff, München, 1868-1877 ; Ecker, Arch. v. Anthrop., t. III. Id. *Die Hirnwindungen des Menschen*, Braunschweig, 1865.

(2) Beard, Q. J., t. XXVI, 1885.

D'ailleurs, il y a simple accolement des deux racines, et non mélange comme plus haut.

La même alternance se retrouve chez les Sélaciens. On peut donc en conclure que c'est la disposition primitive.

Chez les Ganoides, cette alternance disparaît, et les niveaux d'origine des quatre racines d'une même paire tendent à se rapprocher les uns des autres. Mais cette disposition n'est pas atteinte immédiatement, et chez l'Esturgeon, les racines ventrales naissent en avant des racines dorsales ; les racines du côté gauche en avant de celles du côté droit.

Enfin, chez les Téléostéens, la disposition est définitivement acquise : les quatre racines naissent au même niveau ; mais les deux racines d'un même nerf peuvent s'unir soit dans le canal neural lui-même, soit seulement après avoir traversé la gaine de la moelle.

Dans leur disposition générale, les nerfs courent latéralement dans une direction transversale et vont se distribuer dans un domaine nerveux spécial. Mais, en certains points, plusieurs nerfs successifs s'unissent, pour contribuer ensemble à l'innervation de certains organes, en formant ce qu'on appelle des *plexus*. C'est ce qui a lieu notamment pour l'innervation des membres. Dans les types inférieurs (Sélaciens, Ganoïdes, Dipneustes), l'union des nerfs se fait par l'intermédiaire d'un filet longitudinal, que renforcent, au niveau de chaque nerf, quelques nouvelles fibres. C'est le *nerf collecteur*, qui se rend ensuite dans le membre, s'y ramifie et s'anastomose avec des rameaux venus des paires nerveuses voisines. Dans la *Raja clavata*, 46 nerfs successifs innervent ainsi le bras. Suivant Gegenbaur, Fürbringer et Davidoff, cette disposition serait due au déplacement subi par le membre aussi bien dans la phylogénie que dans l'ontogénie, d'avant en arrière. De là l'union des nerfs spinaux qui innervaient primitivement les membres avec d'autres situés plus en arrière, au niveau même de la position actuelle des membres.

Chez les Vertébrés plus élevés, il n'existe plus de *collecteur ;* les nerfs voisins s'unissent par des anastomoses en *anses*, et c'est de ces dernières que partent les nerfs périphériques; quand ceux-ci s'anastomosent à leur tour, il y a un *plexus*.

Les plexus sont trop variables soit dans leur origine, soit dans leurs branches périphériques, pour que nous puissions les étudier dans ce traité élémentaire. Nous renvoyons à cet égard aux mémoires spéciaux. On les distingue d'après leur situation et leur origine en *plexus cervical*, *plexus brachial*, *plexus lombaire* (grand nerf crural), *plexus sacré* (grand nerf sciatique).

§ 4. — *Nerfs crâniens.*

L'encéphale donne, comme la moelle épinière, naissance à des nerfs, auxquels on donne le nom de *nerfs crâniens* ou *céphaliques*. Il en existe 12 paires, qui sont d'avant en arrière : 1, *olfactif;* 2, *optique;* 3, *moteur oculaire commun* (*oculomotorius*); 4, *pathétique* (*trochléen*); 5, *trijumeau;* 6, *moteur oculaire externe* (*abducens*), 7, *facial;* 8, *auditif;* 9, *glossopharyngien;* 10, *pneumogastrique* (*vagus*); 11, *spinal* (*accessoire de Willis*); 12, *grand hypoglosse.*

Parallèle des nerfs craniens et rachidiens. — La question de l'homologie des nerfs crâniens aux nerfs spinaux est encore discutée (1).

Tandis que certains zoologistes, comme Gegenbaur, Dohrn et Houssay, considèrent comme absolument identiques tous les métamères du corps, aussi bien ceux de la tête que ceux du tronc, et par suite admettent une identité absolue entre les nerfs crâniens (la plupart du moins) et les nerfs rachidiens, d'autres au contraire distinguent nettement, au point de vue de la signification morphologique, les segments céphaliques et les segments du tronc. Les nerfs crâniens auraient donc dans cette opinion une valeur différente de celle des nerfs spinaux.

Si nous nous en tenons à l'étude spéciale du système nerveux périphérique, l'embryogénie nous montre que les premiers débuts du développement sont identiques pour les nerfs crâniens et pour les nerfs rachidiens; une crête neurale non segmentée se forme dans l'épiblaste, près du repli qui doit former l'encéphale. Il y a donc identité originelle entre les deux groupes de nerfs.

Mais de très bonne heure, des différences se manifestent, qui distinguent de façon assez grande les nerfs crâniens et les nerfs rachidiens, pour qu'on ait pu leur donner une signification morphologique différente. Il semble plutôt logique de voir là un résultat de la division du travail, des organes primitivement identiques se modifiant pour s'adapter à des fonctions nouvelles.

La première de ces différences est l'absence complète de la racine ventrale, la racine dorsale est seule représentée.

La seconde est plus importante; elle est liée à la présence des organes qui caractérisent le plus complètement les métamères céphaliques, les *fentes branchiales.*

Les nerfs spinaux, une fois formés, bourgeonnent en s'enfonçant dans le mésoderme sans emprunter à l'épiblaste d'éléments nouveaux.

Au contraire, dans la région crânienne, se produit une nouvelle crête épiblastique longitudinale, d'abord continue, puis divisée en segments; chaque nerf crânien vient s'unir à un de ces segments, qui peu à peu quitte l'épiblaste, s'enfonce dans le mésoderme et devient un *ganglion crânien*, caractéristique du nerf céphalique.

La signification originelle de ce ganglion est liée à l'existence d'organes des sens spéciaux, adaptés aux fentes branchiales et destinés peut-être à vérifier l'état de l'eau avoisinant les branchies et à assurer la fermeture de celles-ci, le cas échéant.

De ce que nous venons de voir, il résulte, contrairement à l'idée de Gegenbaur, qu'il n'y a aucun rapport entre les ganglions spinaux et les ganglions crâniens. Les premiers n'existent pas dans les nerfs crâniens, ou s'ils apparaissent à un moment, c'est à un état tout à fait rudimentaire et

(1) Houssay, *Études d'embryologie sur les Vertébrés*, II et III. A. Z. E, 2e série, t. III, 1890.

transitoire (Houssay). Les ganglions crâniens sont au contraire des formations céphaliques spéciales. Toutefois on peut en retrouver les homologues dans le tronc. La crête des ganglions crâniens se continue en effet dans cette dernière région; et peu à peu, elle se détache de l'épiblaste, mais son sort est différent de ce qu'il est dans la tête : 1° Il ne se produit pas de connexion avec les racines dorsales; 2° la crête ne se divise pas en parties séparées, mais reste continue d'un bout à l'autre; 3° ses éléments se différencient non pas en cellules ganglionnaires, mais en fibres nerveuses, et l'ensemble forme le grand nerf latéral destiné à l'innervation de la ligne latérale, représentant sur le tronc les organes des sens branchiaux (Beard, Houssay).

Tout nerf crânien typique se divise à partir du ganglion qui lui correspond en quatre rameaux : l'un d'eux, le *suprabranchial*, met en communication le ganglion avec l'organe sensoriel dont il tire son origine : deux autres innervent la fente branchiale, l'un en arrière, le *rameau post-branchial;* l'autre en avant, beaucoup plus tardif et moins important, le *rameau prébranchial;* enfin une quatrième branche innerve la paroi du tube digestif adjacente, le *rameau pharyngien* (Beard, van Vijhe).

Dans la région du tronc, le rameau suprabranchial persiste seul, pour se rendre aux organes de la ligne latérale; les autres branches disparaissent.

Nous venons de voir que chaque nerf crânien est en rapport avec une fente branchiale.

Le *glossopharyngien* (IX) est à cet égard le plus net de tous les nerfs crâniens; il correspond à la première fente branchiale vraie.

Le nerf *vague* ou *pneumogastrique* (X) doit être considéré comme formé par la coalescence de plusieurs nerfs, correspondant à toutes les autres fentes branchiales; chez les Vertébrés aériens, après la disparition de celles-ci, les rameaux pharyngiens prennent la prédominance, et concourent à l'innervation des parties du tube digestif correspondant à leur domaine primitif, c'est-à-dire de toute la partie antérieure du tube digestif. Le *nerf spinal* (XI) n'en est qu'une branche individualisée.

Le *facial* (VII) est en rapport avec l'évent. D'après Houssay et Beard, ce nerf correspondrait en réalité à deux autres, dont l'antérieur disparaît bien vite.

Le *trijumeau* (V) est en relation avec la bouche, que, d'après Dohrn et Houssay, on devrait considérer comme formée par la coalescence sur la ligne médiane de deux fentes branchiales.

L'*auditif* (VIII) a été jusqu'ici considéré comme une dépendance et un dédoublement du facial, et correspondrait donc lui aussi à l'évent. Mais d'après les tendances inspirées par les travaux récents (Beard, van Vijhe, Dohrn, Houssay), l'oreille elle-même devrait être considérée comme homodyname à un organe branchial et déterminerait un somite dont le nerf auditif ferait partie.

Il en est de même du *nerf olfactif* (I) qu'on considère souvent comme un nerf spécial sans rapport avec les autres nerfs crâniens, mais qui, d'après Marshall, Beard, Houssay, correspondrait à la première fente branchiale primitive (fente nasale).

Le *nerf optique* (II) ne peut être assimilé à un nerf crânien ordinaire ; c'est un nerf seul de son espèce, qu'on doit considérer comme une dépendance directe du cerveau. On a cependant considéré l'œil, ou plutôt le cristallin, comme indiquant la situation d'une fente branchiale dont ferait également partie l'hypophyse (Dohrn, Houssay). Mais le nerf correspondant n'est pas le nerf optique; c'est le *nerf ciliaire* ou *ophthalmique* qui s'unit au trijumeau.

Les *nerfs des muscles de l'œil* (III, IV, VI) ne peuvent, dans l'état actuel de la science, être assimilés à des nerfs crâniens proprement dits, bien que l'opinion opposée soit elle-même loin d'être prouvée. Ce qu'on sait, c'est qu'ils apparaissent fort tard, sur les parties latérales et non sur la face dorsale de l'axe nerveux, et qu'ils ne se mettent pas en rapport avec des ganglions crâ-

niens. On a nié, par suite, leur signification métamérique et d'autre part on les a considérés comme des racines ventrales. En réalité ce sont là de simples hypothèses vagues et non prouvées.

Quant au dernier nerf, l'*hypoglosse* (XII), il n'appartient pas réellement à la catégorie des nerfs crâniens proprement dits, il est constitué par la coalescence de plusieurs (3-2) paires de nerfs rachidiens; et en particulier à leurs racines ventrales. Les racines dorsales auraient disparu, mais on en trouve des traces, avec le ganglion correspondant, dans l'embryon de certains Mammifères (FRORIEP). Dans tous les cas, ce n'est pas à coup sûr, comme on l'a cru, le représentant des racines ventrales des nerfs dont le vague correspond aux racines dorsales.

I. NERF OLFACTIF. — Le nerf olfactif s'attache à cette portion différenciée du cerveau antérieur que nous avons appelée *bulbe olfactif*. C'est de là que part la *racine* du nerf. Il présente un ganglion très net, le *ganglion olfactif*, qui naît *de la même façon* que les autres ganglions crâniens, mais ne se détache pas en général de l'épiblaste, et reste en continuité avec lui. Il est appliqué contre le fond de la fossette olfactive (*fente branchiale*) et la membrane olfactive représente (?) l'organe branchial. Les nerfs olfactifs qui se répandent dans cette membrane peuvent ou bien partir isolément du ganglion, ou bien présenter une origine commune. Ils représentent le rameau supra-branchial.

II. NERF OPTIQUE. — Le nerf optique est une portion du cerveau; c'est le pédoncule qui rattache la vésicule optique (rétine) au cerveau. Les deux nerfs optiques, émergés de la partie ventrale, courent d'abord sur la face ventrale du cerveau, en se rapprochant l'un de l'autre (bandelette optique), se croisent (chiasma) et se rendent enfin à l'œil du côté opposé à celui où se trouve la racine. Le chiasma est absolument constant chez les Vertébrés, mais il peut quelquefois être soudé si bien au cerveau, qu'on ne le voit pas à l'œil nu (Cyclostomes, Dipneustes). Le plus souvent, l'entrecroisement est total; toutes les fibres droites vont à l'œil gauche et inversement; mais chez un certain nombre de Mammifères (Primates, Chien, Cheval) et chez les Oiseaux (le Pigeon d'après Munk), il n'est que partiel, quelques fibres de droite se continuant après le chiasma dans le nerf optique droit.

Quant au mode suivant lequel se fait le croisement, il varie, soit que les bandelettes optiques se croisent sans se mêler (Poissons), ou que l'une passe dans une boutonnière que présente l'autre (Hareng, etc.), soit que les fibres s'intriquent d'une façon plus ou moins complète.

III, IV, VI. NERFS MOTEURS DE L'ŒIL. — Nous avons dit plus haut les raisons qui font considérer, par certains auteurs, ces trois nerfs comme différant des autres nerfs crâniens et comme représentant des racines ventrales, sans que rien d'absolu soit à

cet égard démontré. Leur origine et leurs connexions sont les mêmes dans toute la série des Vertébrés ; l'oculomoteur (III) innerve tous les muscles de l'œil, sauf le droit externe, innervé par le nerf de la VIe paire, et le grand oblique innervé par le pathétique (VII).

Le nerf III est en relation avec le *ganglion ophthalmique* ou *ciliaire*, mais cette relation est secondairement acquise, ce ganglion dépendant en effet du nerf ciliaire, ou nerf du troisième somite primitif uni au trijumeau. Les nerfs IV et VI manquent aux Dipneustes (Wiedersheim).

V. Trijumeau. — Le trijumeau est le nerf correspondant à la fente buccale (4e somite céphalique). C'est un nerf mixte, le plus volumineux des nerfs crâniens. Il naît par deux racines, l'une sensitive dans la corne postérieure de la substance grise du bulbe, l'autre motrice dans la corne antérieure. Ces deux racines se réunissent soit dans la cavité crânienne, soit en dehors de celle-ci, avant d'arriver au ganglion crânien, le *ganglion de Gasser*. A ce point, le nerf se divise en les trois rameaux qui lui ont valu son nom : l'un se rend à l'orbite (*branche ophthalmique*) et peut, dans certains cas, se diviser en deux rameaux (Sélaciens, Ganoïdes, Dipneustes); il donne la sensibilité générale à l'œil et aux parties voisines, et envoie des fibres sécrétoires à la glande lacrymale; il est lui aussi en connexion avec le ganglion ciliaire et par là avec l'oculomoteur.

Les deux autres branches innervent les mâchoires (*branches maxillaires*). A signaler l'anastomose très constante de la branche maxillaire inférieure et du facial, connue sous le nom de *corde du tympan*.

VII et VIII. Facial et auditif. — Le nerf facial et le nerf auditif, que l'on tend aujourd'hui à regarder comme appartenant à deux métamères distincts, ont été longtemps considérés comme résultant du dédoublement d'une même paire; ils sont en effet intimement unis à leur base chez beaucoup de Poissons, de Batraciens et de Reptiles.

Cette union est au contraire secondairement acquise.

Le facial est primitivement un nerf mixte, mais l'élément moteur l'emporte de beaucoup sur l'élément sensitif. Il existe seul chez les Mammifères. Son ganglion, le *géniculé*, est assez réduit. Parfois, il se confond avec le ganglion de Gasser. D'ailleurs, il existe de fréquents rapports entre le facial et le trijumeau, rapports parfois si étroits qu'on a pu confondre les deux nerfs en un seul.

Le nerf auditif, dont les connexions sont très constantes, est un nerf purement sensitif; son ganglion, comme celui du nerf olfac-

tif, ne s'enfonce pas dans les téguments ; il reste accolé à l'épiblaste, qui, en ce point, forme l'oreille interne, représentant pour Houssay, l'organe sensoriel correspondant à la fente branchiale VI.

IX, X et XI. Glosso-pharyngien, pneumogastrique et spinal. — Ces trois nerfs sont en général réunis sous le nom de *groupe du vague*, à cause de leurs rapports réciproques, et des connexions semblables qu'ils présentent. Leurs branches pharyngiennes prennent en effet une grande importance et leur domaine s'étend sur une étendue considérable en dehors de leurs métamères primitifs (cœur, vessie natatoire, poumon, estomac, etc.). Ces nerfs sont en rapport avec les fentes branchiales : le glosso-pharyngien avec la première, le nerf vague avec toutes les autres ; il représente donc la somme de quatre, cinq (*Hexanchus*), six (*Heptanchus*) ou sept (*Petromyzon*) nerfs (racines dorsales).

Le glosso-pharyngien reste limité à la langue et au pharynx ; son ganglion (*g. pétreux*) est très réduit; il est à la fois moteur (déglutition) et sensitif (goût, sensibilité générale).

L'origine multiple du nerf vague est en général peu visible chez les animaux adultes. Les ganglions qui correspondent aux divers segments branchiaux sont soudés en un gros ganglion d'où partent les branchies d'innervation des branchies. C'est encore de ce ganglion que part le *grand nerf latéral* qu'on peut suivre tout le long du corps, jusqu'à la queue, et qui, d'après Houssay, représente la somme des ganglions homodynames, dans les métamères du tronc, des ganglions crâniens.

Enfin, le nerf vague envoie un rameau viscéral, qui donne à ce nerf une importance extrême dans l'exercice des fonctions de nutrition.

Le *nerf spinal*, ou nerf *accessoire de Willis*, n'apparaît qu'à partir des Chéloniens.

Ce n'est pas à proprement parler un nerf indépendant, mais un rameau individualisé du vague, adapté à l'innervation de certains muscles de la ceinture scapulaire.

XII. Grand hypoglosse. — Ce n'est pas un nerf crânien primitif. Chez les Poissons et les Batraciens, il n'a pas à traverser la capsule crânienne. Ce n'est qu'à partir des Reptiles qu'il prend son origine dans le bulbe et traverse le crâne, il n'est donc crânien que secondairement.

§ 5. — *Système du grand sympathique.*

L'appareil nerveux, qu'on distingue en général sous le nom de

système du grand sympathique, n'est qu'une portion du système nerveux périphérique adaptée à l'exercice des fonctions de nutrition.

Dans le type le plus simple, réalisé chez les Cyclostomes, chaque nerf spinal donne au moins une petite branche viscérale, qui aboutit à un ganglion situé entre l'aorte et les veines cardinales. Il existe ainsi une double série de ganglions, *sans communication entre eux*, et échelonnés du cœur à l'anus; ils donnent des branches périphériques, qui vont former des plexus sur le cœur, le foie, etc.

Chez tous les autres Vertébrés, les ganglions sympathiques sont encore reliés aux ganglions spinaux dont ils dérivent par des branches, les *rameaux communiquants*, qu'on doit considérer comme les origines mêmes du sympathique; mais en outre chaque série est unie en une chaîne continue par un grand nerf longitudinal, s'étendant d'un bout à l'autre du sympathique.

Le sympathique peut aussi entrer en connexion avec les nerfs crâniens; il s'unit à eux soit en dehors, soit au dedans de la cavité crânienne (Anoures). L'union se fait en général au niveau des ganglions crâniens, et l'extrémité antérieure coïncide soit avec le ganglion de Gasser (Sélaciens, Chondroganoïdes), soit avec le ganglion ciliaire.

Le sympathique donne des nerfs périphériques à fibres sans myéline, qui vont former des plexus semés de ganglions autour de tous les viscères, et principalement autour des vaisseaux sanguins (nerfs vaso-moteurs).

CORPS SURRÉNAUX. — On doit rattacher au système grand sympathique les *capsules surrénales*, qui sont fixées à l'extrémité antérieure des reins, mais n'ont avec ces organes qu'une relation morphologique assez vague. LEYDIG a le premier montré leurs connexions avec les ganglions sympathiques, et leur richesse en cellules nerveuses. Chez les SÉLACIENS, ils sont représentés : 1° par une double chaîne de petits corps, disposés métamériquement depuis le cœur jusqu'à l'extrémité du cœlome, et résultant d'un dédoublement des ganglions sympathiques voisins; 2° d'un cordon impair de cellules, issu directement du mésoblaste. Cette dernière portion serait dérivée du pronéphros; de sorte que les corps surrénaux seraient à la fois en connexion avec l'appareil rénal et le système sympathique.

L'étude détaillée de BRAUN (Arb. Würzburg, t. V, 1879) montre que les corps surrénaux des Amniotes ont aussi une double origine; mais les deux ébauches se fusionnent et s'intriquent. La substance médullaire, constituée aux dépens des ganglions sympathiques (MITSUKURI), renferme des cellules ganglionnaires ou tout au moins très analogues aux cellules nerveuses; la substance corticale, formée de cordons de cellules remplies de gouttelettes d'aspect granuleux, dérive du mésoblaste. Chez les OISEAUX, elle envoie des prolongements dans la substance médullaire, qu'elle divise en petits îlots distincts.

CHAPITRE XX

VERTÉBRÉS. — ORGANES DES SENS.

§ 1. *Organes du tact* (1).

D'une manière générale, une cellule sensorielle, quelle que soit sa situation définitive, n'est autre chose qu'une cellule neuro-épithéliale, généralement en forme de bâtonnet, à laquelle aboutit un filet nerveux, qui a traversé au préalable une cellule ganglionnaire. C'est en d'autres termes une *terminaison nerveuse*, dont l'origine première est une cellule exodermique. Son extrémité périphérique est surmontée d'une production cuticulaire : cil, poil, cône, bâtonnet, etc. Ces cellules sensorielles se réunissent par groupes plus ou moins nombreux constituant les *organes des sens*, où sont entremêlés quelques éléments épithéliaux indifférents qui servent de soutien. Cette forme et ce mode d'association sont absolument généraux pour les organes de la vue, de l'ouïe, du goût, et de l'odorat.

Pour ce qui regarde les organes tactiles, l'association de cellules sensorielles et de cellules de soutien se retrouve; mais les cellules sensorielles elles-mêmes sont plus ou moins modifiées : la forme de bâtonnets, dans la définition de laquelle entre la présence des organes cuticulaires, est en corrélation avec l'état d'humidité du milieu ambiant. Cette humidité, toujours réalisée pour les quatre sens sus-nommés, n'existe, pour les cellules tactiles, que dans les animaux aquatiques (fig. 605 F, *1*,*2*). Aussi n'est-ce que chez les Poissons et les Batraciens aquatiques que nous trouverons des cellules tactiles, ne différant du type général que par l'*absence de cellule ganglionnaire basilaire*, fait général dans toutes les terminaisons tactiles.

Chez tous les Vertébrés aériens, la dessiccation des téguments empêche le développement des bâtonnets; la terminaison nerveuse gagne la profondeur, et en même temps, change de nature.

(1) Merkel, *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere*, Rostock, 1880. — Ranvier, *Histologie*. 1889.

Il n'existe plus de cellule neuro-épithéliale, le nerf se termine librement soit par un petit renflement ovoïde (*bouton terminal*), soit par un disque aplati (*ménisque tactile*), généralement accompagné d'une cellule de soutien. Ces terminaisons peuvent aussi être logées à l'intérieur d'une capsule spéciale ; ce sont alors des *corpuscules*. Nous trouvons en résumé trois groupes de terminaisons tactiles :

1° Les *cellules neuro-épithéliales*, qui n'existent que chez les Poissons et les Batraciens aquatiques, et entrent dans la constitution de deux catégories d'organes tactiles, différenciés surtout par la forme de leurs cellules sensorielles : *a*) les *collines nerveuses* (*Nervenhügel*), à grosses cellules fusiformes, terminées par une soie ; *b*) les *bourgeons tactiles* (*Endknospen*), à cellules formées d'un corps arrondi basilaire, renfermant le noyau, et d'un mince cylindre terminal, couronné par un cône cuticulaire court (fig. 604 F, *2*).

2° Les *terminaisons libres* (*boutons terminaux*, *ménisques tactiles*).

3° Les *corpuscules*.

A. **Poissons**. — 1° Collines sensorielles. — Les organes du tact, chez les Poissons, sont toujours constitués par des *groupes de cellules neuro-épithéliales* en bâtonnets, que nous avons déjà divisés en deux catégories : 1° les *collines sensorielles ;* 2° les *bourgeons tactiles*.

Les collines sensorielles, dans leur forme la plus simple, sont des groupes de cellules fusiformes, qui se terminent extérieurement par une soie, et se continuent à leur base par un filet nerveux. Autour de ces cellules neuro-épithéliales se trouve une couronne de cellules épithéliales indifférentes, qui sont de simples cellules de soutènement (fig. 604 A). Ces organes sont plongés dans l'épiderme et ne dépassent jamais son niveau.

Ce type simple, réalisé dans les embryons et persistant chez quelques Poissons, comme l'*Épinoche*, se complique parfois par la présence d'organes de protection plus efficaces. Quelquefois c'est un petit tube membraneux, flexible, qui s'élève autour des cellules sensorielles comme un verre de lampe autour de la flamme, et s'ouvre librement à son extrémité.

Chez les Ganoïdes, les collines nerveuses sont localisées dans le fond de petits sacs, tapissés d'un épithélium cylindrique, et découverts par Leydig en différents points de la tête.

Enfin dans les Sélaciens, les cellules tactiles sont disposées dans des ampoules, profondément enfoncées dans les téguments et disposées par groupes. Elles communiquent avec l'extérieur soit par un large tube commun à toutes les ampoules d'un même

groupe, soit par un faisceau de tubes dont chacun correspond à une ampoule spéciale.

Très fréquemment, les cellules sensorielles sont accompagnées de cellules mucipares, qui sécrètent une abondante gelée visqueuse. Aussi désignait-on autrefois les canaux où elles sont plongées sous le nom de *canaux muqueux*. Mais il y a d'autres fois séparation absolue, et chez la *Torpille*, par exemple, il existe des *vésicules de Savi* exclusivement sensorielles et des *ampoules de Lorenzini* simplement mucipares, tandis que d'autres organes, placés sur la tête, réunissent encore les deux fonctions.

Dans les cas les plus simples, les collines sensorielles sont isolées les unes des autres et répandues sur tout le corps, bien que plus abondantes sur la tête (*Blennius*). Mais, même dans ces cas, elles tendent à se disposer suivant une *ligne latérale* courant tout le long des côtés du corps (fig. 604 B), et se continuant sur la tête, conformément au type des Téléostéens, exposé plus bas.

Chez le *Brochet*, des sillons revêtus d'un épithélium non sensoriel vont de l'une à l'autre et les relient entre elles. Dans le plus grand nombre des cas, les sillons s'approfondissent et se transforment en canaux continus, au sein desquels sont placées les collines sensorielles (fig. 604 D). Ces canaux sont en communication avec l'extérieur par des orifices placés soit directement sur eux, soit sur des canalicules secondaires. Il est clair que dans ces conditions, il n'existe jamais de tubes protecteurs analogues à ceux que nous avons décrits chez l'Épinoche.

Ces canaux sont creusés dans le derme ; ils entaillent les écailles et les os dermiques qu'ils traversent, et qui sont notablement modifiés. Le long du corps, il y en a en général un seul de chaque côté, suivant d'une extrémité à l'autre la ligne médiane des faces latérales. Mais il peut aussi y en avoir deux ou trois. Les canaux se continuent sur la tête, en se ramifiant suivant un type assez constant, notamment chez les Téléostéens, où se voient en général une ligne sus-orbitaire et une ligne sous-orbitaire, se rejoignant en avant de l'œil ; une autre branche s'en va sur la mandibule ; enfin, une commissure dorsale relie les deux systèmes (fig. 604 C).

Chez les Sélaciens, le système des canaux a une disposition toute particulière, à cause des ramifications nombreuses et irrégulières qu'il présente. Par contre, tandis que les autres Poissons montrent d'autres collines nerveuses, sporadiquement éparses sur le corps, ces dernières sont rares chez les Sélaciens. Leur forme est d'ailleurs en général très modifiée.

D'après les recherches de Solger et de Beard, les collines nerveuses sont disposées sur la ligne latérale d'une façon exactement métamérique.

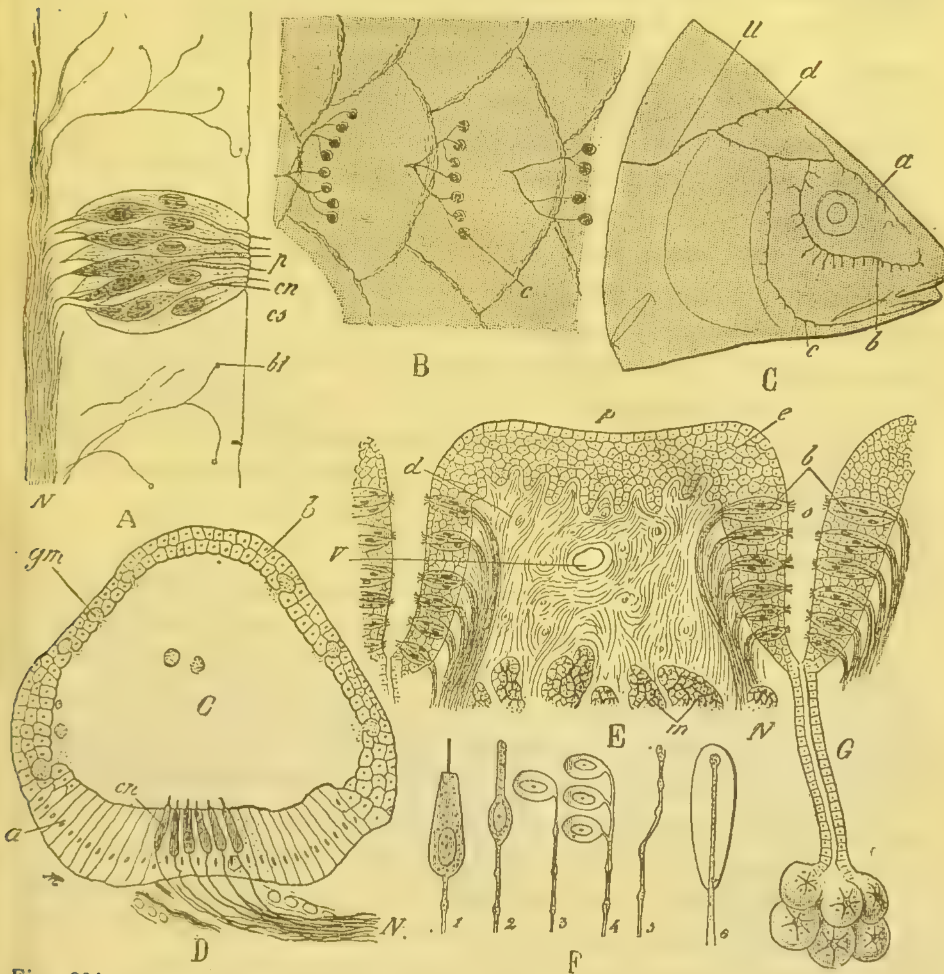


Fig. 604. — Collines sensitives et bourgeons terminaux des Vertébrés. — A, colline sensitive et terminaisons intra-épithéliales (figure demi-schématique); *cn*, cellule neuro-épithéliale ; *p*, poils terminaux ; *cs*, cellule de soutien ; *N*, nerf ; *bt*, terminaison intra-épithéliale. — B, disposition des collines sensitives (*c*) sur les écailles de la ligne latérale du *Gobius niger* (état dissocié) (Merkel). — C, tête de Carpe, montrant les rameaux céphaliques de la ligne latérale ; *ll*, extrémité antérieure de la ligne latérale ; *a*, branche supra-orbitaire ; *b*, branche infra-orbitaire ; *c*, branche maxillaire ; *d*, branche transverse occipitale (Merkel). — D, coupe transversale du canal de la ligne latérale de *Pleuronectes platessa* : *C*, cavité intérieure ; *a*, épithélium cylindrique de la base ; *cn*, cellules nerveuses ; *gm*, glandes à mucus (schématisé d'après Merkel). — E, coupe d'une papille caliciforme (*P*) de la langue ; *e*, épithélium de la muqueuse buccale, *d*, derme ; *m*, faisceaux musculaires ; *V*, vaisseaux ; *s*, sillon circulaire autour de la papille ; *N*, nerfs ; *b*, bourgeons du goût ; *G*, glande muqueuse. — F, principales modifications des terminaisons nerveuses tactiles : 1, cellule piriforme ciliée des collines sensitives ; 2, cellule en bâtonnet des bourgeons nerveux ; 3, ménisque tactile ; 4, plaque tactile formée de plusieurs ménisques ; 5, terminaison en bouton ; 6, terminaison des corpuscules de Pacini (Merkel).

Chaque zoonite présente une colline ou un groupe de ces organes. Pour Beard, les organes de la ligne latérale ne se développeraient d'abord que dans la région branchifère. A chaque fente branchiale correspondrait un organe sensoriel. De là le nom de *branchial sense organ* qu'il leur a donné. Ce n'est que secondairement qu'ils s'étendent aux autres segments. Le rôle de ces organes n'est d'ailleurs pas exactement connu. Mais il semble se ramener simplement à la sensibilité générale.

2° BOURGEONS SENSITIFS. — Ce second type d'organes tactiles diffère du précédent par sa structure histologique; les cellules sensorielles y sont dépourvues de soies. De plus, tandis que les collines sensorielles sont au niveau même de la peau, les *bourgeons sensitifs* s'élèvent au-dessus de sa surface, sous forme de papilles ou de boutons.

Très fréquemment, les cellules nerveuses sont beaucoup plus courtes que les cellules de soutien périphériques ; de là une forme de coupe qui avait conduit F.-E. Schultze à adopter le nom trop peu général de *corpuscules cyathiformes*.

Ils ne se réunissent jamais en lignes ou en groupes.

Ils peuvent être répandus sur les points les plus divers du corps; mais ils se concentrent souvent sur des organes spéciaux et notamment sur les lèvres et dans les parois de la bouche (*Lophobranches*). Ils sont particulièrement nombreux sur les barbillons, les filaments pêcheurs des Blennies et des Baudroies, les rayons antérieurs des nageoires des Trigles, isolés du reste de l'organe, etc. Ils manquent rarement tout à fait (*Mugil*).

B. **Batraciens.** — Chez tous les Batraciens aquatiques, les organes que nous venons de décrire chez les Poissons se retrouvent intégralement. Trois lignes latérales existent chez toutes les larves et persistent à l'état adulte chez les Pérennibranche Mais les collines sensorielles sont à fleur de peau et ne sont jamais incluses dans des canaux, comme chez les Poissons. D'après Merkel et Wiedersheim, elles auraient pour rôle d'apprécier non pas les propriétés chimiques de l'eau, mais ses mouvements ondulatoires. Sur la tête de l'*Epicrium glutinosum*, D. et P. Sarrasin ont décrit des organes en forme de bouteille, tapissés par des cellules neuro-épithéliales et contenant un corps claviforme; ils forment le passage entre les collines sensorielles et les otocystes. Il est bon de rappeler à ce propos que, d'après Beard, l'oreille ne serait qu'un organe sensoriel branchial modifié.

Chez les Batraciens terrestres, les collines nerveuses s'enfoncent dans la peau et disparaissent.

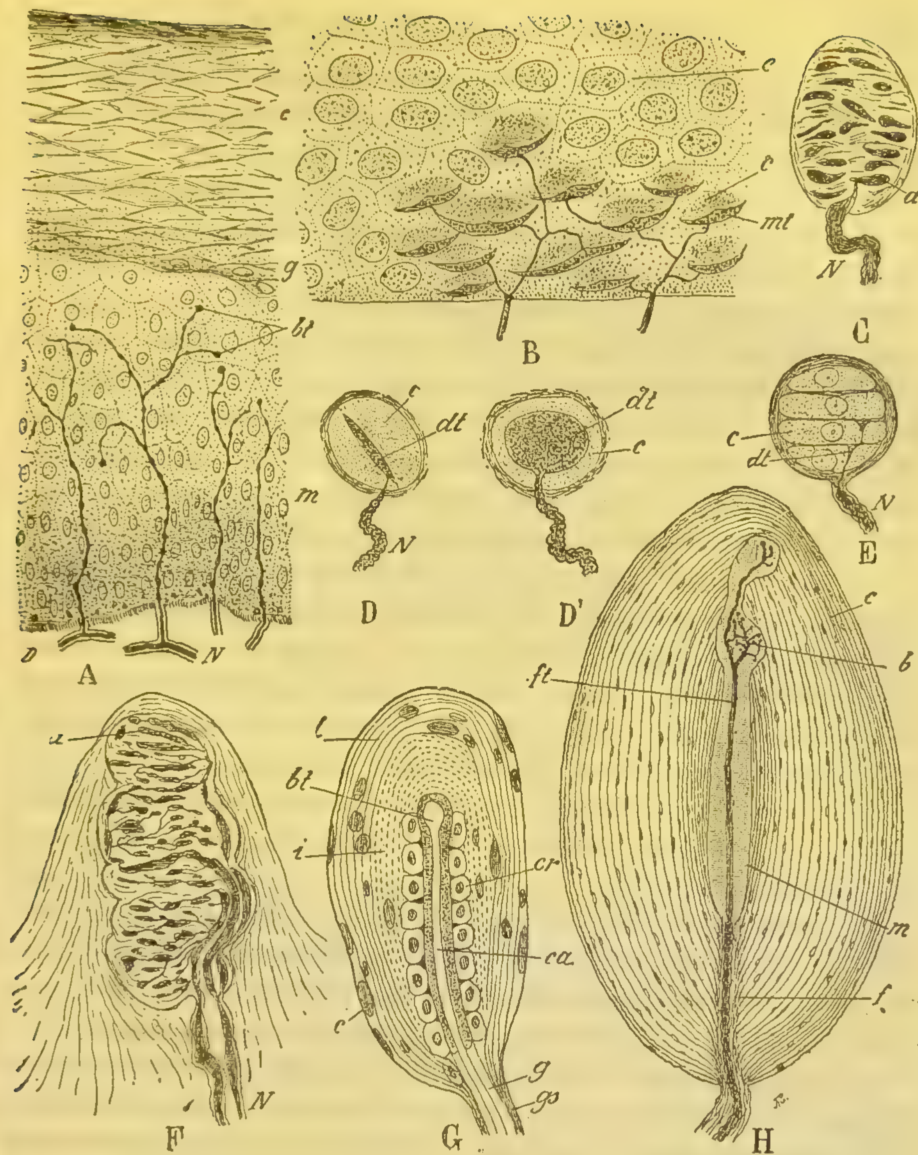


Fig. 605. — Terminaisons libres et corpuscules de la peau des Vertébrés. — A, terminaisons nerveuses en boutons intra-épidermiques dans la peau du doigt d'un enfant (chlorure d'or) : *N*, nerf ; D, derme ; *m*, couche de Malpighi ; *g*, couche granuleuse ; *c*, couche cornée ; *bt*, boutons terminaux (Ranvier). — B, Ménisques tactiles du groin du Porc ; *mt*, ménisques ; *c*, cellules tactiles (de soutien) ; *e*, cellules épidermiques (Ranvier). — C, corpuscule tactile de la langue du Bruant (*Emberiza hortulana*) : *a*, cellules tactiles entre lesquelles le nerf vient se terminer en ménisques (Merkel). — D, corpuscule tactile du bec du Canard vu de profil ; D', le même vu de face : *N*, nerf ; *dt*, disque tactile ; *c*, cellule de soutien (Ranvier). — E, corpuscule de la langue du Canard, avec quatre cellules et trois disques ; mêmes lettres (Ranvier). — F, Corpuscule tactile (de Meissner) dans la face palmaire de l'index d'un homme : *N*, nerf ; *a*, terminaisons nerveuses au milieu de cellules de soutien (Ranvier). — G, corpuscule claviforme du bec du Canard : *ca*, cylindre-axe ; *bt*, son bouton terminal ; *g*, gaîne de Schwann ; *gs*, névrilème (gaîne de Henle) s'épaississant pour former la capsule qui se divise en deux zones (*i*, *l*), formées de lamelles avec des cellules (*c*) (Carrière). — H, corpuscule de Pacini du mésentère du Chat ; *f*, gaîne de Henle, s'épaississant pour former la capsule *c*, et entourant le nerf dans sa gaîne de myéline ; *m*, massue centrale ; *ft*, filament terminal sans myéline ; *b*, rameau latéral et boutons terminaux (Ranvier).

Les *bourgeons sensitifs* sont, comme chez les Dipneustes, localisés dans la bouche. Ils deviennent les papilles du goût, et seront étudiés tout à l'heure.

A la place de ces cellules neuro-épithéliales apparaît un nouveau type de terminaisons nerveuses. Ce sont des ménisques tactiles, surmontés chacun par une cellule épithéliale (*cellule tactile*) et analogues à ceux de la figure 605 B.

Ils forment de petits groupes, faciles à observer surtout chez les Anoures, et qu'on peut appeler *plaques tactiles*. Les plus grosses de ces plaques forment des saillies à la surface de la peau. Ces groupes se trouvent sur tout le corps, mais surtout sur le dos et sur les pattes postérieures. Au-dessus des cellules, la cuticule épidermique passe sans s'interrompre.

On trouve encore, chez les Anoures, des terminaisons libres en boutons semblables à celles de la figure 605 A (*bt*) et localisées sur les lèvres et les pouces.

C. **Amniotes**. — Les cellules neuro-épithéliales que nous avons trouvées chez les Poissons et les Batraciens aquatiques ne se retrouvent plus chez les Vertébrés aériens, en tant qu'organes tactiles ; il n'y existe ni collines sensorielles ni bourgeons tactiles. Les seules terminaisons tactiles sont les *terminaisons libres* et les *corpuscules*.

1° Les *terminaisons libres* les plus simples sont les *boutons terminaux intra-épidermiques*. Les fibres nerveuses, réduites à leur cylindre-axe, pénètrent dans la couche de Malpighi et s'y terminent par un petit renflement (fig. 605 A, *bt*). Le plus souvent, ces boutons sont isolés et épars au milieu des cellules épithéliales ; mais quelquefois ils se disposent en groupes, constituant de véritables organes tactiles. Tantôt ils tapissent des cupules creusées dans l'épiderme (groin de la *Taupe*), tantôt ils forment des chevilles cylindriques qui s'enfoncent dans le derme (museau du *Hérisson*).

Ces terminaisons existent chez les Oiseaux et les Reptiles, mais semblent strictement localisées, notamment sur la cornée, et sur les lèvres des Reptiles.

Le second type de terminaisons libres est celui des *ménisques tactiles*, également intra-épidermiques, très fréquents chez les Reptiles où ils forment parfois des plaques tactiles. Parmi les Mammifères, on les trouve dans le groin du Porc, et dans le museau de beaucoup d'autres types, notamment de la Taupe (fig. 605 B). Chez l'Homme, ils existent dans diverses régions de la peau, et peuvent même être intra-dermiques.

Quand le nerf tactile pénètre dans l'épiderme, ses fibres se

divisent et perdent leur myéline. Elles viennent enfin s'appliquer contre des cellules (cellules tactiles) au-dessous desquelles elles s'aplatissent en une sorte de cupule. Il n'y a d'ailleurs entre les cellules et les ménisques qu'un rapport d'apposition ; ce sont des cellules de soutènement et non pas des cellules ganglionnaires terminales, comme l'avait cru Merkel.

2° La plupart des terminaisons tactiles des Vertébrés aériens, consistent en *corpuscules nerveux*, logés dans les papilles du derme, et surtout développés chez les Oiseaux et les Mammifères

Ils sont en définitive constitués par un certain nombre de terminaisons libres (boutons ou ménisques), associées à des cellules de soutènement, et le tout est entouré par une capsule fibreuse conjonctive, doublée intérieurement par un endothélium. Ce sont désormais des organes tactiles parfaitement individualisés.

Il en existe deux espèces, qui se distinguent surtout par leur position:

1° Les uns sont situés dans le derme même. Les plus simples ont été étudiés par Ranvier dans le bec du *Canard*, du *Cygne* et de l'*Oie*. Ils sont formés par des cellules (fig. 605 D et D'), deux, trois ou plus, qui ne sont que des cellules de soutènement. Le nerf, à son arrivée au corpuscule, se modifie ; la gaine de Henle s'étend à la surface et se confond avec la capsule. Le cylindre-axe et la gaine de Schwann pénètrent à l'intérieur, et viennent se placer entre les cellules de soutien en formant des *disques* tactiles.

Les *corpuscules de Meissner* des Mammifères (fig. 605 F) sont une forme dérivée de ce type, très répandue dans la peau de la plupart des groupes, et reliée au type le plus simple par toute une série d'intermédiaires (fig. 605 G).

2° Les corpuscules de *Vater* ou de *Pacini* sont plongés dans le tissu conjonctif sous-dermique ; on les rencontre chez les *Plagiotrèmes*, les Oiseaux et les Mammifères : ce sont des corps ovoïdes de 1 à 4 millimètres, limités extérieurement par une épaisse enveloppe, formée de couches superposées, et en continuité avec le périnèvre (fig. 605 H).

Le nerf afférent garde sa myéline jusqu'à son entrée dans la *massue centrale* où pénètre seul le cylindre-axe. La massue n'est autre chose qu'une gaine de cellules de soutènement existant quelquefois seules, mais le plus souvent incluses dans une masse fibrillaire. Ces corpuscules se rencontrent non seulement dans la peau, mais dans le mésentère, et surtout au point d'union des tendons et des muscles. Ce sont les organes du sens de la pression (contact fort) (1).

(1) Les corpuscules de Krause ne sont que des variétés de ce type, à capsule mince, et à massue très renflée, à peu près remplie de cellules polyédriques.

3° Poils tactiles. — Chez beaucoup de Mammifères, l'exercice du tact se fait indirectement par des *poils tactiles*, qui agissent comme des leviers de transmission sur des ménisques et des boutons tactiles, cerclés à l'intérieur de leur follicule.

A l'intérieur de cet anneau de terminaisons nerveuses, se trouve un anneau vasculaire volumineux, qui fonctionne comme un tissu érectile, et qui peut, par réflexe, appliquer fortement l'anneau nerveux contre le poil, dont les moindres oscillations sont alors perçues.

On peut citer comme exemple, les moustaches du Chat, les poils du groin du Porc et de la Taupe, et surtout ceux de l'aile des Chéiroptères, qui leur permettent de voler dans l'obscurité, sans le secours des yeux.

§ 2. — *Organes du goût.*

Nous connaissons déjà l'origine phylétique des terminaisons gustatives. Elles dérivent des *bourgeons sensitifs*, répandus chez les Poissons sur tout le corps, et dont elles ne diffèrent histologiquement par aucun caractère. Il y a simplement localisation dans la cavité buccale et spécialisation physiologique.

A partir des Batraciens, on n'en rencontre jamais que dans la bouche. C'est du reste le cas de beaucoup de Poissons ; chez le plus grand nombre, les organes du goût se différencient des autres bourgeons par la forme un peu spéciale des cellules sensorielles (Sélaciens).

Chez les Batraciens, les *bourgeons* du goût peuvent exister dans toutes les régions des parois buccales ; mais plus haut ils tendent à se localiser sur la *langue*, qui devient l'organe du goût proprement dit. Déjà chez les Batraciens, la langue est différenciée à ce point de vue : les bourgeons s'y disposent en effet en particulier sur des *papilles fongiformes*, et ils prennent l'aspect de *disques* longs et aplatis.

Les bourgeons du goût sont plus localisés chez les Reptiles, où ils couvrent la langue, et forment en outre deux rangées médianes sur la mâchoire supérieure et une sur l'inférieure (*Sauriens* et *Crocodiliens*). Ils disparaissent chez les *Serpents* et les Oiseaux, où les parois buccales ne présentent que des corpuscules tactiles.

Chez les Mammifères enfin, c'est surtout sur la langue que sont développés les bourgeons du goût, où ils couvrent les *replis foliés*, rides transversales placées vers la base de la langue, les *papilles caliciformes* (fig. 604 E) et les *papilles fongiformes*, connues du lecteur par l'anatomie humaine. Mais on trouve d'au-

tres bourgeons disséminés sur le palais, l'épiglotte et même dans le larynx.

On voit en résumé que le sens du goût est primitivement généralisé, et ne se localise que secondairement, — si toutefois il est possible, d'après l'identité de structure, de comparer les bourgeons du goût aux bourgeons sensitifs des Poissons. — Il n'y a par suite pas lieu de s'étonner s'il n'existe pas de nerfs spéciaux du goût. Chez les Vertébrés supérieurs, les bourgeons sont innervés par le glosso-pharyngien, et peut-être par le grand nerf lingual, branche du trijumeau.

§ 3. —*Organes de l'odorat.*

Terminaisons nerveuses olfactives. — Les terminaisons nerveuses olfactives présentent dans toute la série des Vertébrés une constance de forme presque absolue. Elles sont présentes dans tous les groupes, et sont localisées dans des cavités spéciales, les *fosses nasales*, s'ouvrant à l'extérieur par des orifices, les *narines*, toujours situés en avant des yeux.

En forme de sacs sans issue intérieure chez les Poissons, elles communiquent, chez tous les Vertébrés aériens à partir des Dipneustes, avec la cavité buccale. Elles servent alors de passage à l'air inspiré, et cette situation sur le trajet du courant d'air qui entraîne avec lui les particules odorantes, est essentiellement favorable à l'exercice de l'olfaction.

Structure histologique de la paroi des fosses nasales. — Le revêtement] épithélial des fosses nasales comprend des cellules de deux sortes : les unes sont de simples cellules épithéliales cylindriques, servant de soutènement; les autres sont les terminaisons nerveuses, les *cellules olfactives* (fig. 606 B); elles présentent un corps ovoïde basilaire, contenant le noyau, et se terminent vers l'extérieur par un filament mince, tandis que la base est en relation avec un filet nerveux.

Chacune se continue par un bâtonnet cuticulaire que couronne chez les Batraciens un bouquet de cils, se mouvant lentement dans tous les sens (Ranvier).

Chez quelques Poissons et quelques Urodèles (Brochet, Salamandre, etc.), elles se rassemblent en groupes, formant ainsi des corpuscules olfactifs, épars au milieu de l'épithélium de la muqueuse.

Chez les Vertébrés aériens, des glandes utriculaires (Batraciens) ou tubulaires (Mammifères) maintiennent la muqueuse olfactive constamment humide.

Maintenant que nous sommes fixés sur cette constitution histologique, il nous reste à examiner la disposition anatomique des fosses nasales dans les divers groupes de Vertébrés.

A. **Poissons.** — Sauf chez les DIPNEUSTES, les fosses nasales des POISSONS sont des cavités tout à fait indépendantes, et communiquant seulement avec l'extérieur (fig. 607 A et B).

Les narines sont placées sur le front, en avant des yeux, souvent à l'extrémité même du museau, chez les Téléostéens et les Ganoïdes (A); chez les Sélaciens au contraire (B), elles se trouvent au-dessous du museau, en général très près des angles de la bouche et espacées l'une de l'autre.

Elles sont en général paires. Chez les CYCLOSTOMES seuls, il existe une narine et une fosse nasale impaires sur la ligne médiane.

C'est là certainement une disposition secondairement acquise, comme le prouve la présence de deux nerfs olfactifs. D'ailleurs, la cavité elle-même offre une cloison incomplète, dans le plan sagittal, plus développée chez l'*Ammocète* que dans la Lamproie adulte. Il faut donc admettre que le septum médian, complet primitivement, comme il le reste chez les autres Poissons, a subi chez l'Ammocète un commencement de régression, qui s'accroîtra encore chez la Lamproie. Chose remarquable! tandis que chez les Poissons plus élevés, les fosses nasales n'ont aucune communication avec la bouche, les Cyclostomes rappellent au contraire la disposition que nous allons trouver chez tous les Vertébrés plus élevés.

Chez les *Myxines*, à tant d'égards les plus inférieurs des Cyclostomes, la cavité des narines communique, par un long canal, avec la bouche. Chez les Lamproies, le canal existe, mais il n'arrive pas jusqu'à la bouche, et se termine en cul-de-sac avant d'avoir atteint cette cavité.

Cette disposition, d'après les recherches de Dohrn et de Milnes Marshall, doit être considérée comme primitive, tandis que la fosse nasale en cul-de-sac des Téléostéens est un fait secondairement acquis.

D'ailleurs, chez les Sélaciens eux-mêmes, un canal incomplet, un sillon profond, va de la narine à la commissure des lèvres voisine. C'est une communication réelle au point de vue morphologique. La conclusion de Dohrn s'impose d'ailleurs, si, comme semblent l'indiquer les recherches les plus récentes, la fosse nasale est une fente branchiale modifiée.

Parfois, le sac nasal se termine en cul-de-sac à son extrémité postérieure (SÉLACIENS, un certain nombre de Téléostéens). Mais chez tous les Ganoïdes et la grande majorité des Poissons osseux, chaque fosse nasale est en réalité un canal s'ouvrant à l'extérieur par deux orifices, de configuration et de position très diverses (fig. 607 A). Chez le *Polypterus* et chez quelques Téléostéens

(*Gadus lota*), la disposition est toute spéciale, les deux orifices de chaque fosse nasale sont très éloignés : le postérieur est recouvert par une sorte d'opercule membraneux; l'antérieur s'ouvre au sommet d'un tentacule, placé presque au bout du museau (1).

La fossette nasale est en général entourée par une capsule squelettique, qui s'unit au crâne primordial.

La muqueuse forme sur ses parois des replis saillants, le plus souvent localisés dans le fond, et affectant des dispositions variables suivant les groupes. Ces replis, qui sont soutenus seulement par du tissu fibreux, sont particuliers aux Poissons et ne se retrouvent ensuite que chez les Urodèles; ils sont destinés à augmenter la surface olfactive. Chez les Téléostéens seuls il existe des lamelles osseuses, saillantes sur les parois de la capsule, mais fort peu développées.

B. **Batraciens.** — Chez les Batraciens s'établit d'une façon définitive la communication des fosses nasales et de la bouche (fig. 607 C). Dès ce moment, elle persiste sans exception. Mais l'orifice interne est ici rapproché de l'entrée de la bouche.

Chez les Pérennibranches, les parois des fosses nasales présentent, comme chez les Poissons, des replis formés uniquement par la muqueuse.

Dans les autres Batraciens, et chez les Vertébrés plus élevés, il se constitue sur les parois latérales externes de la capsule nasale, des replis osseux que recouvre la muqueuse, et qui augmentent la surface olfactive. Ces lamelles, cartilagineuses ou osseuses (Gymnophiones), reçoivent le nom de *cornets du nez*. Peu développées chez les Urodèles (fig. 608 A), elles le sont bien davantage chez les Anoures.

Même dans les cas les plus simples, il existe un repli partant des parois latérales et s'avançant vers le septum médian. Ce repli, qu'on appelle le *cornet* principal, divise la cavité en deux rampes parallèles superposées : la supérieure porte le nom de *rampe olfactive* (*F*), l'autre peut être appelée *rampe maxillaire* (*M*).

Chez les Urodèles, elles communiquent largement entre elles, le cornet n'atteignant pas le septum médian.

Chez les Anoures, au contraire, elles ne sont en relation que par un très petit orifice (fig. 608 B). La division du travail est plus grande, la rampe supérieure est plus spécialement olfactive, l'inférieure servant uniquement au passage des gaz de la respiration; c'est à cette dernière que correspondent les arrière-na-

(1) L'appareil olfactif du *Polypterus* est d'ailleurs beaucoup plus compliqué que celui des autres Poissons dont il s'éloigne notablement (Voir à ce sujet Wiedersheim. *Vergl. Anat. der Wirbelthiere*).

rines. La chambre supérieure est de beaucoup la plus développée, tandis que la chambre inférieure est fort réduite. En général, elle se subdivise encore en deux rampes placées côte à côte, ce qui porte à trois, parfois même à quatre (fig. 608 B, *fe*, *fs*, *fl*, *fi*), les conduits de chaque fosse nasale chez les Anoures.

Chez tous les Batraciens, à l'appareil nasal se joignent des *glandes spéciales*, qui se déversent dans les fosses nasales ou dans la cavité buccale, et peuvent occuper diverses positions.

Les premières seules nous intéressent ici; leur rôle est de maintenir humide l'épithélium nasal, condition indispensable à l'exercice de l'olfaction. Ces glandes étaient inutiles chez les Poissons, dont l'épithélium est constamment mouillé par le milieu ambiant.



Fig. 606. — A, cellule de soutien ; B, cellule olfactive de la muqueuse nasale d'un Mouton.

Chez les Anoures, cet appareil lubrifiant se compose, non seulement de deux grosses glandes, comme chez les Urodèles, mais d'une multitude de petites glandes éparses dans la muqueuse, les *glandes de Bowmann.*

C. **Reptiles.** — Les fosses nasales des Reptiles ne diffèrent pas essentiellement de celles des Batraciens. Les seules différences sont l'ouverture plus éloignée en arrière des arrière-narines dans la bouche, et en second lieu la division des fosses nasales en deux cavités successives : l'une externe, le *vestibule;* l'autre interne et s'ouvrant dans la bouche, la cavité olfactive proprement dite (fig. 607 D). Ces deux chambres communiquent par un étroit canal.

Le vestibule ne présente ni glandes, ni terminaisons nerveuses spéciales. Il ne joue donc aucun rôle dans l'olfaction. Cette fonction est dévolue uniquement à la chambre interne. Les parois de celle-ci sont relativement très simples, et il existe, en général, un cornet unique, horizontal, partant de la paroi externe, mais n'atteignant pas le septum nasal (fig. 608 C, *C*). Il est homologue au cornet principal des Batraciens, et divise comme lui la chambre olfactive en deux cavités superposées, confondues au voisinage de la cloison médiane, dont l'inférieure (*M*) s'ouvre dans la bouche par les arrière-narines (*AN*).

Chez les Tortues marines, cette disposition s'accentue encore ; le cornet atteint le septum médian, mais reste incomplet en plusieurs endroits (fig. 608 D). De la sorte, la cavité nasale est

divisée en deux rampes distinctes : la supérieure est en communication directe avec l'extérieur, mais se termine en cul-de-sac en arrière. C'est la *rampe olfactive*. L'inférieure, qui ne sert qu'au passage de l'air respiratoire, communique avec celle-ci par plusieurs ouvertures du cornet horizontal. Elle ne s'ouvre

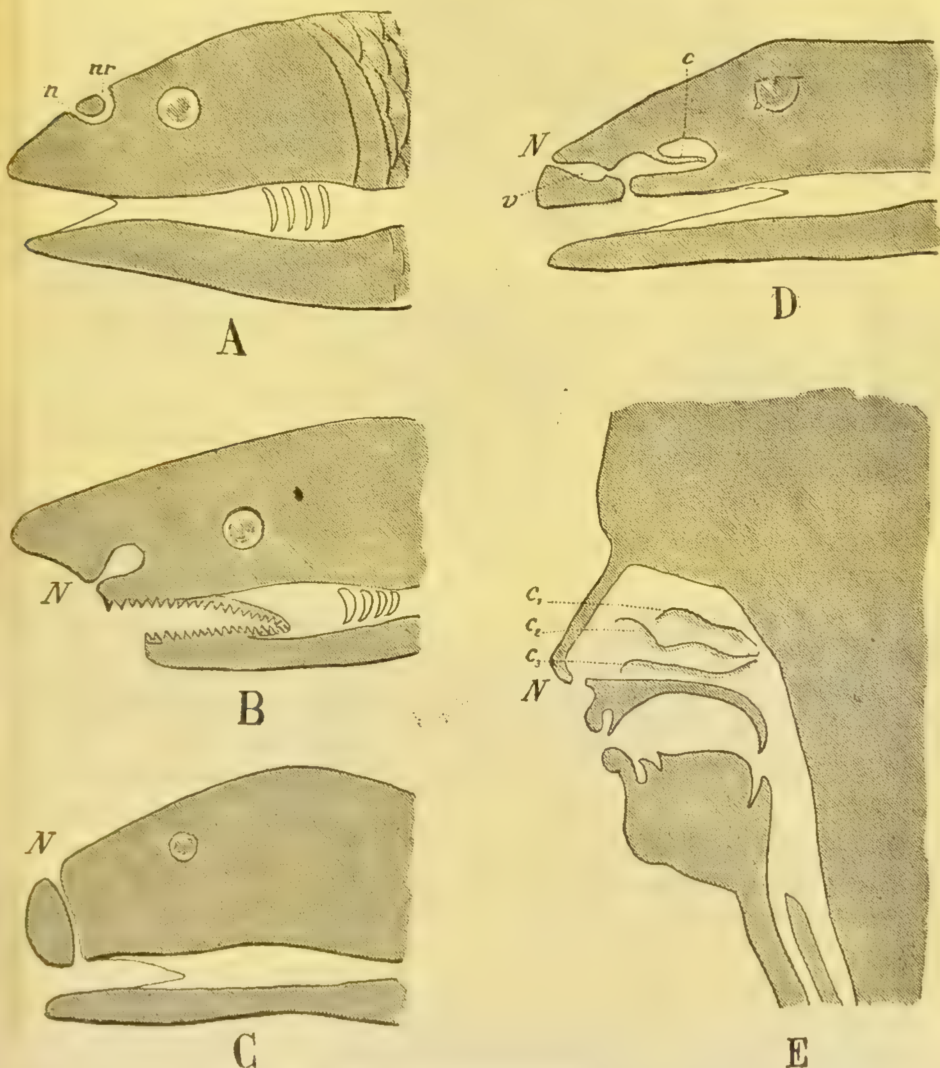


Fig. 607. — Schéma des fosses nasales dans les divers groupes de Vertébrés (coupes longitudinales). A, Téléostéens; B, Sélaciens; C, Batraciens; D, Reptiles; E, Mammifères. — *N*, narines : *n*, *nr*, les deux orifices des fosses nasales chez les Téléostéens ; *v*, vestibule ; c, c_1, c_2, c_3, cornets.

pas en avant, mais en arrière débouche dans la cavité buccale par l'arrière-narine.

Chez les Crocodiliens, la disposition se rapproche encore plus de celle qu'offrent les Mammifères supérieurs. Les narines, pourvues de muscles spéciaux qui les rendent mobiles, s'ouvrent en avant du museau, tandis que les arrière-narines se sont

transportées tout à fait dans l'arrière-bouche. Les fosses nasales sont ainsi extrêmement allongées. La partie olfactive se sépare

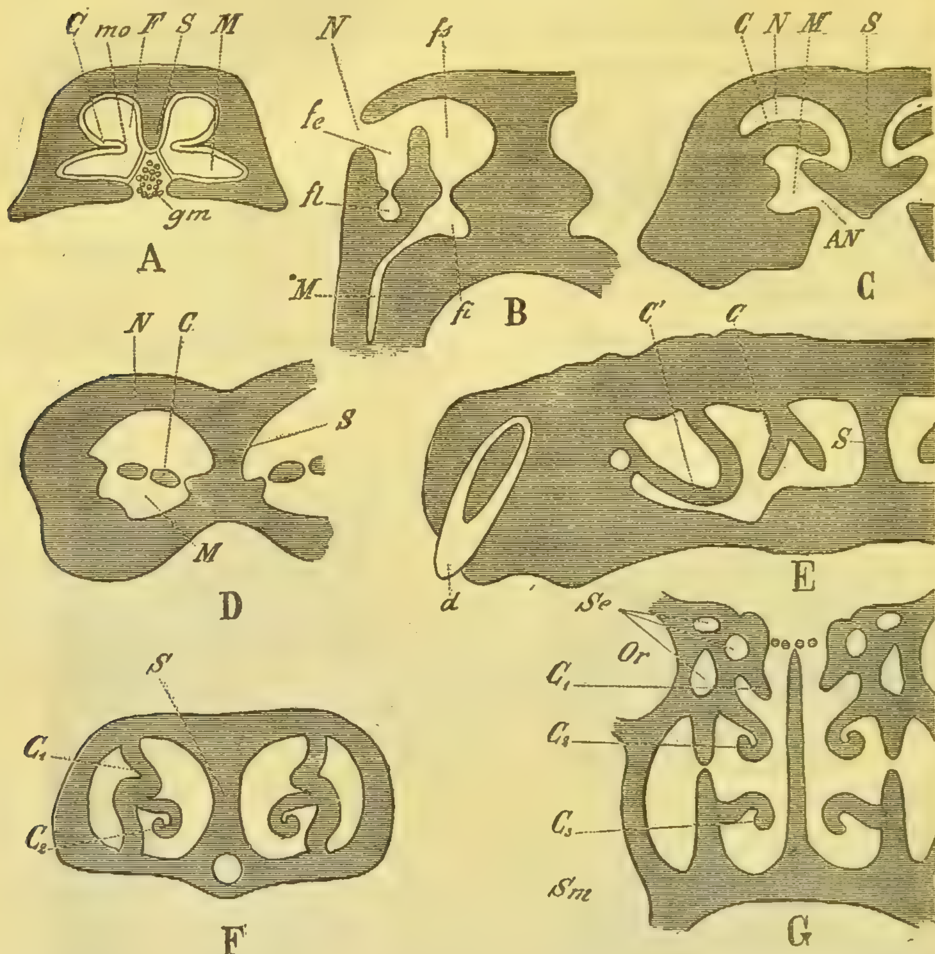


Fig. 608. — Schéma des fosses nasales dans divers Vertébrés. — A, Urodèles : *S*, septum médian; *C*, cornet; *mo*, muqueuse olfactive; *F*, rampe olfactive; *M*, rampe maxillaire; *gm*, glande intermaxillaire. — B, Anoures, *Pelobates : N*, narine; *fe*, partie externe de la rampe olfactive; *fs*, partie supérieure; *fl*, partie latérale; *fi*, partie inférieure; *M*, rampe maxillaire. — C, *Lacerta : S*, septum médian; *AN*, arrière narines; *C*, cornet; *N*, rampe olfactive; *M*, rampe maxillaire (Born). — D, *Tortues marines : S*, septum médian; *C*, cornet horizontal percé de trous, séparant la cavité olfactive, *N*, de la cavité maxillaire, *M*. — E, *Crocodiliens : S*, septum médian; *C*, cornet bifurqué; à sa droite rampe olfactive; à gauche rampe maxillaire; *C'*, lamelle limitant un sinus, communiquant, par le petit canal sectionné au-dessous avec la rampe olfactive. — F, Oiseaux : C_1, cornet supérieur; C_2, cornet inférieur; la cavité nasale est entre C_1 et *S*; la cavité de gauche est le sinus orbitaire. — G, Mammifères : C_1, C_2, C_3, cornets; *Or*, orbite; *Se*, sinus ethmoïdiens; *Sm*, sinus maxillaire.

encore ici de la partie respiratoire par un cornet disposé comme celui des Tortues marines (fig. 608 E, *C*).

Mais d'autres cornets viennent s'ajouter, formant un ensem-

ble compliqué de lamelles cartilagineuses attachées aux parois latérales. Elles sont localisées exclusivement dans la partie olfactive, c'est-à-dire dans la rampe supérieure.

Des cavités accessoires en communication avec les fosses nasales se rencontrent chez les Crocodiles pour la première fois. On les désigne sous le nom de *sinus*. Nous les verrons plus développées encore chez les Mammifères. Elles ne servent d'ailleurs pas à l'olfaction, et sont de simples cavités aériennes absolument aveugles.

L'*appareil lubrifiant* comprend, comme chez les Batraciens, outre les glandes de Bowmann, une grosse glande située dans l'épaisseur du cornet principal, et qui verse ses produits dans la cavité nasale.

D. **Oiseaux.** — Comme chez les Lézards, les fosses nasales des Oiseaux sont divisées en deux cavités successives : un vestibule antérieur, et la véritable cavité nasale, située en arrière. Le vestibule présente un cornet qu'on a comparé à tort aux cornets du nez des autres Vertébrés. Les homologues de ces derniers ne doivent être cherchés que dans la cavité postérieure. Il en existe, en général, deux, le plus souvent soutenus par des lamelles cartilagineuses (fig. 608 F).

Le cornet inférieur (C_1), correspondant au cornet principal des groupes moins élevés, est, en général, le plus développé. Il atteint quelquefois le septum médian, et forme ainsi deux rampes superposées comme chez les Reptiles; mais d'autres fois, il ne se soude pas au septum, et s'enroule plus ou moins autour d'un axe horizontal.

Le cornet supérieur (C_2) est moins développé, il s'étend moins loin en avant, et se creuse parfois de cavités, qui communiquent toujours avec un sinus aérien développé dans les parois de l'orbite.

Les Oiseaux possèdent, eux aussi, une glande nasale, mais, au lieu d'être logée dans le voisinage du maxillaire, elle se tient à la partie supérieure des fosses, dans le voisinage du frontal.

E. **Mammifères.** — C'est chez les Mammifères que se trouve l'appareil olfactif le plus développé. Les narines s'ouvrent toujours immédiatement au-dessus de la bouche. La capsule est généralement saillante, et présente une portion extérieure, proéminente, qui forme le *nez*, et qui correspond au vestibule des Reptiles et des Oiseaux. Il est protégé par un appareil de soutien formé par les os nasaux à la partie supérieure et par des cartilages développés dans les parois latérales, les *ailes du nez*, comme dans la cloison médiane.

Le nez se prolonge parfois d'une façon considérable en avant de la face. Il peut acquérir de nouvelles fonctions, et devenir organe de préhension ou de tact. On le désigne alors souvent sous le nom de *groin* ou de *trompe*. L'exemple le plus remarquable est celui de l'*Éléphant*, où de très nombreux muscles développés dans la trompe permettent les mouvements les plus variés. La trompe porte à son extrémité un appendice digitiforme, qui joue le rôle le plus actif dans la préhension.

Dans la Taupe, nous avons décrit les terminaisons tactiles qui font du groin un organe de tact délicat. C'est dans le même ordre de formation qu'il faut ranger les appendices qui ornent le nez de certaines Chauves-Souris, et qui sont des organes de tact, ne jouant aucun rôle dans l'olfaction.

L'ensemble des cavités nasales est lui-même plus compliqué que partout ailleurs, mais n'a aucune dépendance de la forme extérieure du nez.

La partie antérieure des deux fosses ne joue pas de rôle dans l'olfaction et ne porte pas de cornet. Elle répond au vestibule des Oiseaux.

La partie postérieure, au contraire, est couverte de cornets plus ou moins nombreux et compliqués, qui sont tapissés par la muqueuse, laquelle subit par suite une remarquable augmentation de surface. On reconnaît généralement trois cornets : l'inférieur, le plus développé, est l'homologue de celui que nous avons décrit jusqu'ici chez tous les Vertébrés déjà étudiés. Comme chez eux, bien qu'il n'atteigne pas le septum médian, il sépare le nez en deux cavités superposées : l'inférieure, sans fonction olfactive, est purement respiratoire ; la supérieure, au contraire, sert à la perception des odeurs. C'est sur les parois latérales de celle-ci que sont attachés les deux cornets supérieurs. Tandis que l'inférieur est soutenu par un os spécial (*os turbinatum*), les cornets supérieurs dépendent de l'ethmoïde. Ces derniers ont une disposition très variable et sont d'autant plus compliqués que l'odorat est plus subtil. C'est d'ailleurs le cornet moyen qui est le plus développé et forme parfois, comme chez le chien, un massif volumineux de minces lamelles, connues sous le nom de *volutes ethmoïdales*.

Entre ces lamelles sont comprises de nombreuses chambres à air, communiquant toutes, directement ou indirectement, avec la fosse nasale, et formant le *labyrinthe ethmoïdal*. Ce ne sont d'ailleurs pas les seules cavités qui soient en relation avec les cavités nasales. Il existe plusieurs *sinus*, creusés dans les os voisins, notamment dans les maxillaires, le frontal et le sphénoïde.

Le *nerf olfactif* traverse la lame criblée de l'ethmoïde dans une multitude de petits trous, qui, dans des cas fort rares (quelques *Chéiroptères*, *Ornithorhynque*) se réduisent à un seul. Il se répand sur les cornets supérieurs et moyens, et dans la portion correspondante du septum.

Les *Cétacés* présentent sous ce rapport une dégradation fort remarquable, tout au moins les *Mysticètes*. Le nerf olfactif disparaît presque en totalité ; les plis des fosses nasales n'existent plus, et tout l'appareil est transformé en un organe de projection, qui s'ouvre à l'extérieur par un ou deux orifices, les *évents*, correspondant aux narines. Par là s'échappe le jet de vapeur si connu, particulier aux Cétacés.

Ajoutons en terminant que la muqueuse nasale est lubrifiée par les liquides dus à la sécrétion des nombreuses *glandes de Bowmann* éparses sur toute sa surface. Il s'y joint très souvent de plus grosses glandes, connues sous le nom de *glandes de Sténon*. Il en existe une ou deux, en des endroits variables, et leur sécrétion s'échappe dans la cavité du nez.

Organe de Jacobson. — A l'organe olfactif, se rattache un autre organe, l'*organe de Jacobson*, qui semble, lui aussi, participer à l'exercice de la fonction olfactive. Il consiste en une paire de sacs clos, débouchant dans la cavité buccale et innervés par les nerfs trijumeau et olfactif. On rencontre ces organes chez les Gymnophiones, les Sauriens, les Serpents, mais ils manquent aux Crocodiles, aux Tortues et aux Oiseaux. Ils sont au contraire très répandus chez les Mammifères, quoique à des degrés divers. Ils s'ouvrent tantôt directement dans les fosses nasales, tantôt dans un canal creusé entre les maxillaires et les prémaxillaires, et qui fait communiquer les fosses nasales avec la bouche, le *canal de Sténon*. On ne les a pas signalés d'une façon précise chez l'Homme. S'ils existent, comme certains auteurs le pensent, ils sont à un état tout à fait rudimentaire.

§ 4. — *Organes de l'ouïe* (1).

Comme chez un grand nombre d'animaux, l'audition s'effectue, chez les Vertébrés, par la transmission des mouvements vibratoires à des granules solides, qu'on désigne sous le nom d'*otolithes*. Celles-ci viennent frapper sur les terminaisons nerveuses, et les impressionnent mécaniquement.

Les *cellules auditives* ont la forme de dés à coudre, terminées inférieurement par une fine fibre au moyen de laquelle elles se continuent avec les fibres du nerf auditif, et supérieurement par un plateau, couvert de cils qui en général s'agglutinent, de façon à présenter l'aspect d'une soie unique (fig. 609). Ces cellules sont

(1) Retzius. *Das Gehörorgan der Wirbelthiere*, Stockholm, 1881-1884.

généralement associées en groupes, auxquels on donne le nom de *taches* ou de *crêtes auditives.* Elles sont entremêlées de cellules de soutien (*s*), allongées en forme de filaments, qui jouent un rôle purement protecteur.

Les organes chargés de recueillir les vibrations et d'impressionner par leur choc les cellules nerveuses sont de grosses concrétions, formées en réalité de petites otolithes calcaires, d'as-

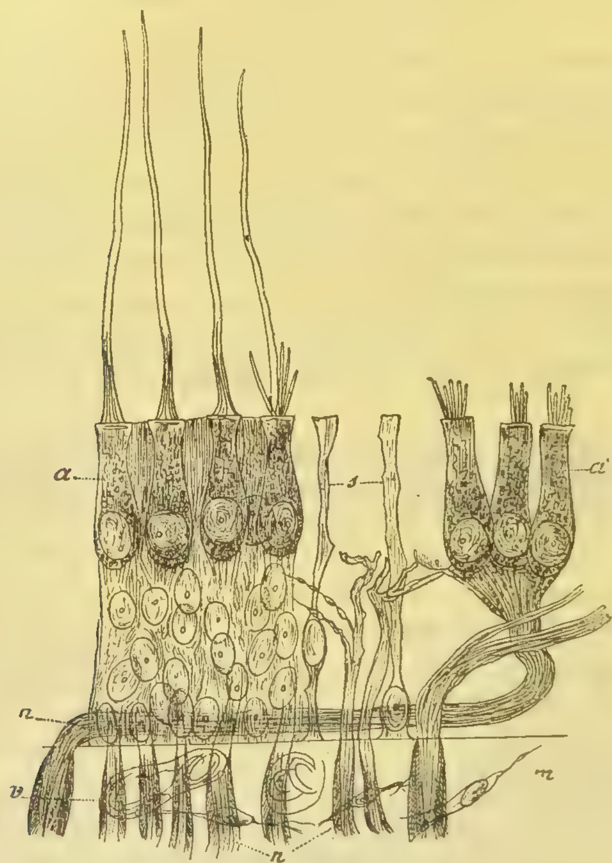


Fig. 609. — Coupe verticale de la tache auditive d'une ampoule de *Columba domestica ;* à gauche, disposition naturelle ; à droite dissociation partielle. — *n*, filet nerveux ; *a*, cellules auditives, groupées par quatre au sommet d'une fibre nerveuse (la quatrième, à gauche, a été arrachée) ; *s*, cellules de soutien filiformes ; *m*, paroi membraneuse du labyrinthe (Retzius).

pect cristallisé, agglutinées par une gelée, l'*otoconie*, qui les retient en même temps au-dessus des taches auditives.

D'ailleurs, la constitution de ces concrétions peut varier, et, tandis que, chez les Téléostéens, elles forment de grosses masses porcelanées, elles sont, dans d'autres cas, divisées en petits groupes. Ces formations manquent dans le limaçon des Mammifères, où le choc est produit par des organes spéciaux que nous aurons à décrire.

Ces divers appareils d'impression sont contenus à l'intérieur de deux cavités membraneuses, situées de part et d'autre de la tête, et dont la disposition compliquée les fait désigner sous le nom de *labyrinthe*. Le labyrinthe, rempli d'un liquide, l'*endolymphe*, est logé à l'intérieur de l'os pétreux ou rocher du temporal, dans une cavité qui a à peu près la même forme, et qu'on peut désigner sous le nom de *labyrinthe osseux* (1). Entre la membrane et la paroi osseuse se trouve un liquide, qu'on nomme la *périlymphe*.

Le labyrinthe constitue la partie essentielle de l'oreille. On peut lui donner le nom d'*oreille interne*. Chez les Vertébrés supérieurs, une cavité la sépare de la peau ; c'est l'*oreille moyenne*. Enfin, en avant, une dépression du tégument vient s'accoler à l'oreille moyenne, et constitue l'*oreille externe*.

DÉVELOPPEMENT DE L'OREILLE CHEZ LES MAMMIFÈRES. — 1° La formation de l'oreille débute par l'apparition, au niveau du cerveau postérieur, d'une involution de l'épiblaste, qui se transforme en une vésicule creuse. C'est la *vésicule auditive*, qui cesse bientôt de communiquer avec l'extérieur. Un vestige du canal de communication persiste cependant en général (fig. 611, *RV*). Il s'allonge, change de direction et va s'accoler à la pie-mère, mais sans s'ouvrir. Il forme l'*aqueduc du vestibule* ou *canal endolymphatique* (fig. 610, *El*).

2° En même temps, s'est formée une invagination de la vésicule postérieure du cerveau, de la même manière que se formera la coupe optique dans le développement de l'œil; cette invagination vient se mettre en rapport avec la vésicule auditive, et le pédoncule qui la relie au cerveau deviendra plus tard le nerf auditif.

3° La vésicule se renfle à ses deux extrémités et il se produit ainsi deux cavités, l'*utricule* et le *saccule* (fig. 610, *U,S*), qui restent en communication par un petit aqueduc, trace de la vésicule primitive, l'*aqueduc utriculo-sacculaire de Böttcher*. C'est dans cet aqueduc que vient s'ouvrir, comme il est facile de le comprendre, l'aqueduc du vestibule. Chez l'adulte, le saccule et l'utricule sont contenus dans une cavité indivise du labyrinthe osseux, qui est le *vestibule*.

4° Aux dépens de l'utricule se forment trois involutions, d'abord deux verticales, et parallèles, l'une au plan frontal, l'autre au plan sagittal, puis une troisième horizontale. Chacune d'elles a d'abord la forme d'un demi-disque circulaire. Mais bientôt, les parties centrales se rapprochent, et s'accolent, de façon qu'il ne reste plus qu'un canal en demi-cercle, s'ouvrant par ses deux extrémités dans l'utricule. A l'une de ces extrémités, se produit une dilatation, où chez l'adulte on voit une *crête auditive*. Ces productions constituent les *canaux semi-circulaires* (*csc*).

5° Le saccule à son tour donne naissance à une involution qui s'allonge peu à peu en un canal; celui-ci s'enroule en spirale, fait chez l'Homme deux tours et demi de spire. Il formera chez l'adulte le *canal cochléaire du limaçon* où nous décrirons l'*organe de Corti*.

6° Enfin le tissu qui entoure le labyrinthe membraneux se *chondrifie* et forme la capsule otique. Mais un espace est ménagé entre le cartilage et le labyrinthe membraneux. Cet espace se remplit bientôt de *périlymphe*, grâce à la résorption du tissu muqueux qui l'obstruait d'abord. Dans le limaçon en particulier deux rampes se forment, séparées par le *canal cochléaire*. Nous aurons plus tard à les décrire sous le nom de *rampe tym-*

(1) Ou *labyrinthe cartilagineux*.

panique et de *rampe vestibulaire* (fig. 610, *rt*, *rv*). L'essentiel est de montrer maintenant la différence profonde qui les sépare du canal cochléaire qui, par son origine même, nous paraît déjà autrement importante.

7° L'OREILLE INTERNE est ainsi complètement constituée.

Mais d'autres parties viennent encore s'y joindre chez les Vertébrés supérieurs (fig. 610). Une nouvelle involution de l'épiblaste amène la formation d'un large canal qui va au-devant de l'oreille interne, mais sans l'atteindre, c'est l'OREILLE EXTERNE. Entre les deux, arrive une involution d'o-

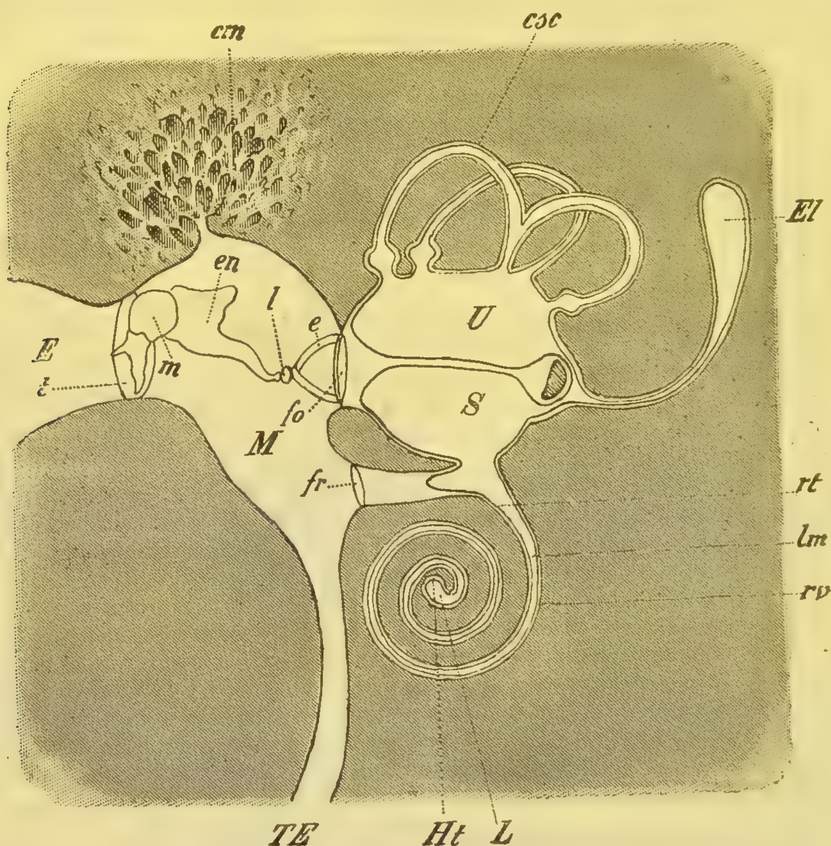


Fig. 610. — Schéma de l'oreille des Mammifères. *E*, oreille externe; *M*, oreille moyenne; *TE*, trompe d'Eustache; *t*, tympan; *m*, marteau; *en*, enclume; *l*, os lenticulaire; *e*, étrier; *fo*, fenêtre ovale, obstruée par la sole de l'étrier; *fr*, fenêtre ronde et sa membrane; *cm*, cellules mastoïdiennes; *U*, utricule; *S*, saccule, relié à l'utricule par le canal utriculo-sacculaire; *El*, canal endolymphatique, partant de ce dernier; *lm*, canal cochléaire du limaçon; *rt*, rampe tympanique; *rv*, rampe vestibulaire; *L*, lagena; *Ht*, hélicotrème; *csc*, canaux semi-circulaires.

rigine hypoblastique, partie du pharynx. Elle forme la *trompe d'Eustache*, et, à son extrémité, se dilate en une cavité qui est l'OREILLE MOYENNE ou caisse du tympan. Elle est séparée de l'oreille externe par une membrane, le *tympan*, et de l'oreille interne par deux membranes, qui sont tendues sur deux orifices : la *fenêtre ovale*, en face du vestibule, et la *fenêtre ronde*, où aboutit la rampe tympanique du limaçon. Enfin, entre le tympan et la membrane de la fenêtre ovale, se trouve une chaîne osseuse, la *chaîne des osselets* de l'oreille, dont nous aurons à étudier plus tard et l'origine et la constitution.

Ces dernières parties constitutives ne sont que des organes destinés à conduire les vibrations dans l'oreille interne, qui s'enfonce loin du tégu-

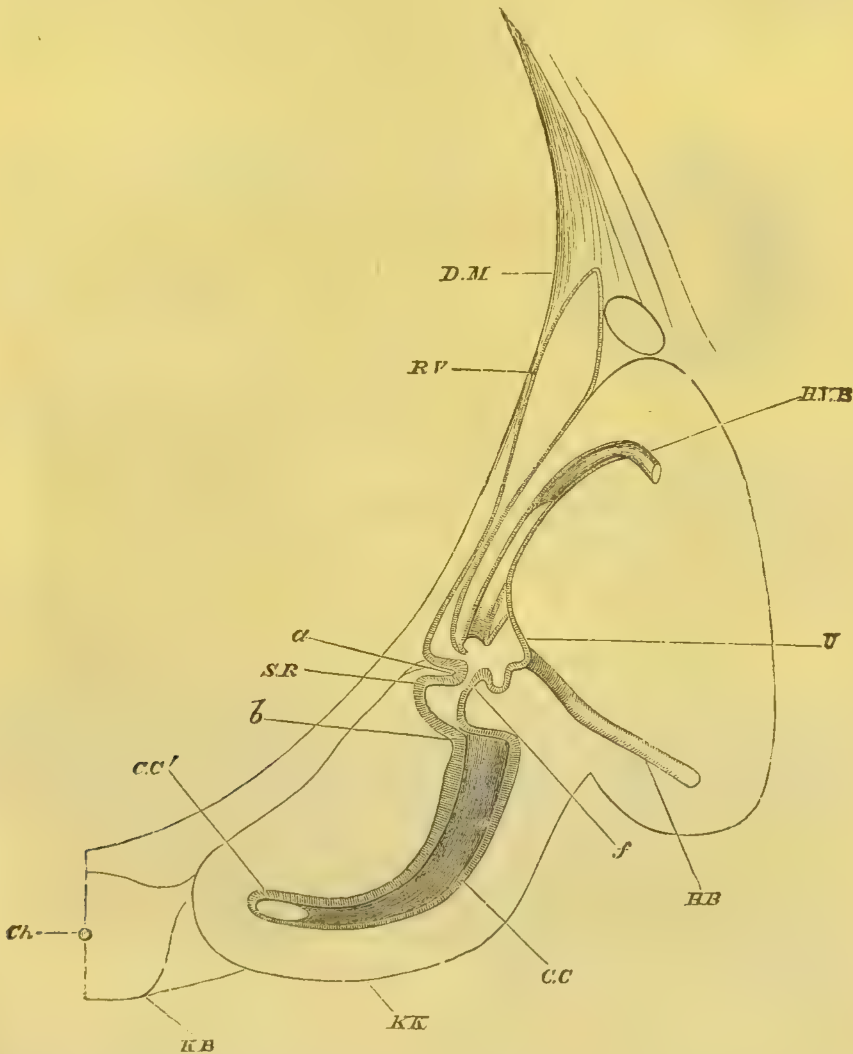


Fig. 611. — Coupe transversale de l'oreille interne d'un embryon de Brebis de 28 mm. : *DM*, dure-mère; *RV*, recessus vestibuli (canal endolymphatique); *HVB*, canal semi-circulaire vertical postérieur; *HB*, canal horizontal; *U*, utricule; *S*, saccule; *a*, canal utriculo-sacculaire: *f*, sa cavité; *b*, canalis reuniens: *C.C*, canal cochléaire; *C.C'*, sa coupe; *KK*, capsule cartilagineuse; *KB*, plaque basilaire; *Ch*, notochorde (Böttcher).

ment pour trouver un abri plus sûr. Elles sont aussi naturellement les moins constantes.

1°. — Oreille interne.

A. **Poissons**. — Labyrinthe des Cyclostomes. — C'est, comme toujours, chez les *Myxines*, qu'il faut chercher le type le plus inférieur d'organisation (fig. 612).

L'oreille interne y est réduite à un canal annulaire, présentant trois renflements contigus, dont le médian plus volumineux. Cet ensemble correspond évidemment au vestibule, encore indivis, et à un canal semi-circulaire unique. Celui-ci néanmoins possède deux ampoules, munies chacune d'une *crête* auditive. Le vestibule, de son côté, possède une tache auditive, recevant comme les deux crêtes un rameau du nerf acoustique. Le canal endolymphatique existe déjà dans cet appareil si rudimentaire.

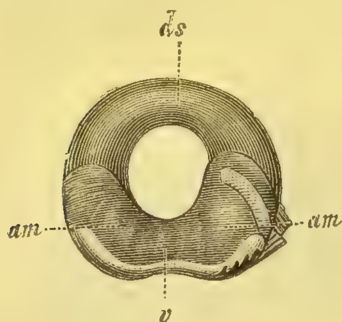


Fig. 612. — Labyrinthe membraneux de Myxine : *v*, renflement représentant le vestibule ; *ds*, canal semi-circulaire unique ; *am*, ses deux ampoules (J. Müller).

Chez les *Lamproies*, se manifeste déjà un perfectionnement : Le vestibule présente ses deux divisions ordinaires, *saccule* et *utricule*, séparées par un simple repli de la paroi.

De l'utricule partent deux *canaux semi-circulaires* bien développés, ayant chacun une ampoule.

Ces deux canaux, bien que situés dans un même plan, représentent les deux canaux verticaux des Vertébrés plus élevés. Comme cela a lieu d'ailleurs, pour ces canaux, dans la plupart des cas, ils sont réunis par leur branche non ampullaire, et débouchent ainsi dans le vestibule par un canal commun.

Une *tache auditive* commune s'étend dans les deux parties du vestibule.

Labyrinthe des Poissons. — Dans les Poissons plus élevés, l'appareil se complète un peu plus : les deux portions du vestibule se séparent définitivement ; les trois canaux semi-circulaires apparaissent avec la position qu'ils conservent toujours.

Enfin, le saccule présente latéralement un très court prolongement, la *lagena*, qui est le premier rudiment du limaçon. Il ne manque que chez la Chimère.

L'utricule et le saccule sont en communication par l'intermédiaire du *canal de Böttcher* qui apparaît pour la première fois. Il se continue par le *canal endolymphatique*, qui, chez les Sélaciens, au lieu de s'appliquer contre la dure-mère, s'ouvre réellement à l'extérieur (fig. 613, *ode*). C'est là un reste de la disposition ancestrale, qu'on ne retrouve nulle part ailleurs.

Enfin, dernière marque de supériorité, les différentes taches ou crêtes auditives s'individualisent et reçoivent chacune un rameau nerveux spécial.

Outre les crêtes des ampoules, il en existe trois : une dans le *saccule*, une dans l'*utricule*, une autre enfin dans la *lagena*.

B. **Batraciens**. — Le labyrinthe membraneux des BATRACIENS n'est pas beaucoup plus développé que celui des Poissons ; le

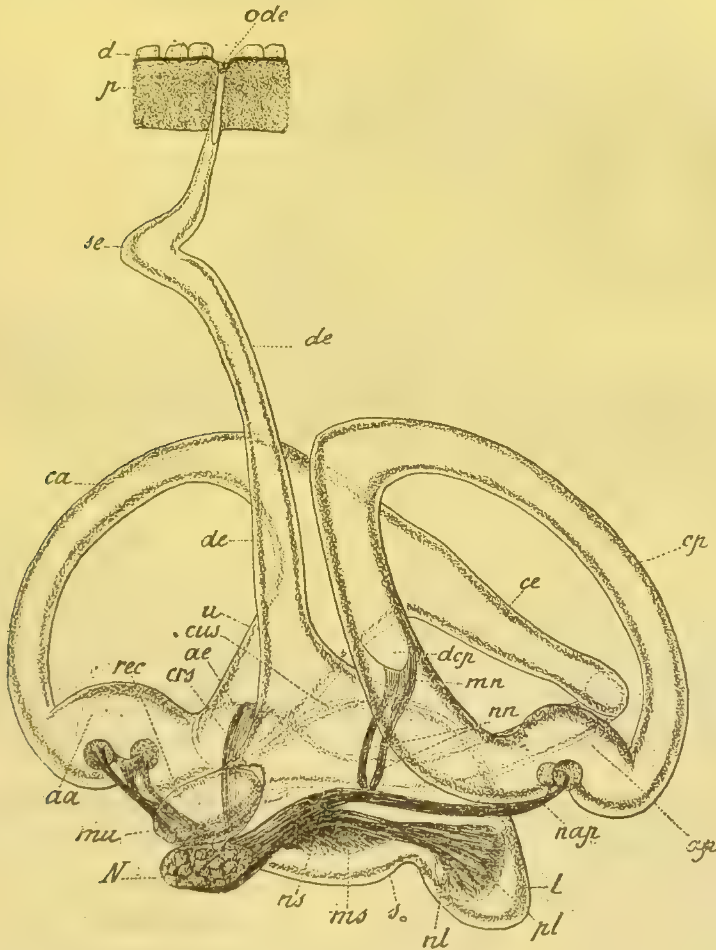


Fig. 613. — Labyrinthe membraneux de *Scyllium canicula* : *u*, utricule ; *rec*, recessus utriculi ; *crs*, canal recessu-sacculaire ; *aa*, *ae*, *ap*, ampoules antérieure, externe et postérieure ; *ca*, *ce*, *cp*, canaux semi-circulaires correspondants ; *dcp*, conduit du canal postérieur ; *s*, saccule ; *dc*, canal endolymphatique ; *se*, sac endolymphatique ; *ode*, orifice du canal endolymphatique ; *l*, lagena ; *mu*, tache auditive du recessus utriculi ; *ms*, tache sacculaire ; *mn*, *macula neglecta* ; *pl*, papille auditive de la lagena ; *N*, nerf auditif ; *ns*, rameau sacculaire ; *nl*, rameau de la lagena ; *nap*, rameau ampullaire postérieur ; *p*, tégument céphalique ; *d*, écailles dermiques (RETZIUS).

limaçon est toujours réduit à la *lagena*. Le seul caractère spécial à l'oreille interne des Batraciens, est la présence d'un plus grand nombre de taches auditives. Il s'en forme en effet deux nouvelles dans le saccule : l'une près de l'ouverture de la lagena, l'autre près de l'orifice du canal de Böttcher. Cela porte

à 8 le nombre des taches auditives : 3 pour les canaux semi-circulaires, 1 pour l'utricule, 3 pour le saccule, 1 pour le limaçon.

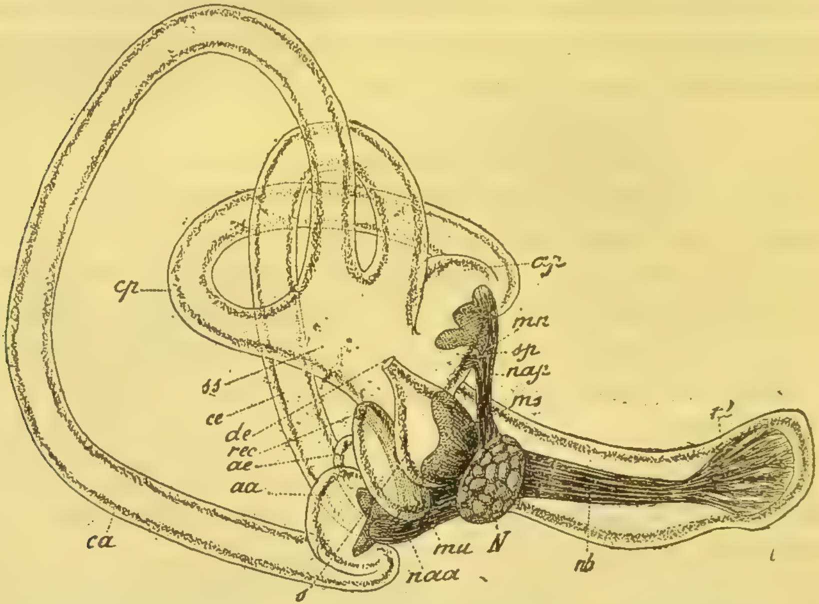


Fig. 614. — Labyrinthe membraneux de *Scolopax rusticola* : *ss*, sinus supérieur de l'utricule ; *sp*, sinus postérieur ; *rec*, recessus utriculi ; *aa*, ampoule antérieure ; *ae*, ampoule externe ; *ap*, ampoule postérieure ; *ca*, canal semi-circulaire antérieur ; *ce*, canal externe ; *cp*, canal postérieur ; *s*, saccule ; *de*, canal endolymphatique ; *l*, lagena ; *mu*, tache auditive de l'utricule ; *ms*, tache du saccule ; *mn*, macula neglecta ; *N*, nerf auditif ; *nb*, rameau basilaire ; *naa*, rameau de l'ampoule antérieure ; *nap*, rameau de l'ampoule postérieure (Retzius).

C. **Reptiles et Oiseaux**. — Au-dessus des Batraciens, le perfectionnement ne porte plus que sur le *canal cochléaire*, que l'on voit peu à peu s'allonger et se différencier. Chez les *Chéloniens* et les *Ophidiens*, il est à peine plus développé que chez les Batraciens. Il s'allonge bien davantage chez les *Crocodiliens* et chez les Oiseau ;x mais c'est toujours un simple sac, en forme de long canal à peu près rectiligne (fig. 614, *l*).

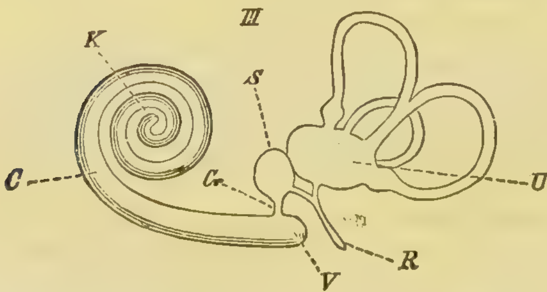


Fig. 615. — Labyrinthe membraneux de Mammifère : *S*, saccule ; *U*, utricule ; *R*, canal endolymphatique, partant du canal de Böttcher ; *C*, canal cochléaire ; *V*, son origine en cæcum dans le vestibule ; *cr*, canalis reuniens ; *k*, sommet du canal cochléaire (Gegenbaur).

D. **Mammifères**. — Chez les Mammifères enfin, il subit un allongement considérable, et, pour se loger dans le rocher, il est

obligé de s'enrouler en spirale à la façon d'un limaçon (fig. 615), ce qui lui a valu le nom qu'il porte en anatomie descriptive. L'importance de cet organe est d'ailleurs variable et se traduit par des différences dans le nombre des tours de spire. Ce nombre varie de un et demi (*Cétacés*), jusqu'à quatre ou cinq (*Chéiroptères*).

Chez les *Marsupiaux*, mais surtout chez les *Monotrèmes*, il est beaucoup plus réduit, et se rapproche de la lagena des Reptiles.

Limaçon des Mammifères. — Le moment est venu d'entrer dans l'étude plus détaillée de cet organe important, et de décrire l'appareil qu'on désigne sous le nom de *limaçon*. Le canal cochléaire en forme la partie la plus essentielle; mais, comme on l'a déjà vu, celui-ci est entouré par deux autres rampes, dépendant du labyrinthe osseux.

Ce dernier ne mérite pas à proprement parler une étude spéciale. Il se calque sur le labyrinthe membraneux, avec cette différence que le vestibule n'est pas divisé en utricule et saccule.

Sauf chez les Poissons, il présente un petit diverticule analogue au canal endolymphatique; il se termine en dehors de l'os par un cul-de-sac membraneux, soit dans l'espace sous-arachnoïdien, soit à la face inférieure du rocher. C'est le *canal périlymphatique* ou *aqueduc du limaçon*. C'est en effet à la base du limaçon qu'est le point de départ de ce canal.

Le rôle de ce diverticule est simple à saisir; il permet la vibration des liquides péri- et endo-lymphatiques, qui serait annulée par suite de l'incompressibilité propre à tous les liquides, si toutes les parois étaient solides et rigides. C'est également le rôle du canal endolymphatique, et, comme nous le verrons aussi, de la membrane de la fenêtre ronde.

Revenons au *limaçon* que nous étudierons d'abord chez les Mammifères. Il présente trois rampes, s'étendant d'une extrémité à l'autre de la spire, et disposées comme l'indique la figure 616.

La rampe médiane, appelée *rampe collatérale* ou *canal de Löwenberg* (*C*), correspond au *canal cochléaire*. A l'extrémité de la spire, elle se termine par un renflement, qui correspond à la *lagena* des Vertébrés inférieurs. Les deux autres rampes ne sont que des dépendances du labyrinthe osseux. La supérieure (*A*) communique avec le vestibule, l'inférieure (*B*) va se terminer à la membrane de la fenêtre ronde. Dans tout leur trajet, ces deux rampes sont séparées l'une de l'autre, au côté externe par le canal cochléaire, au côté interne par une cloison, la *lame spirale osseuse* (*2*), qui dépend de l'axe osseux du limaçon et s'étend jusqu'au canal cochléaire. Toutefois, ce dernier n'atteint pas le sommet de la spire, et par là les deux rampes peuvent communiquer; l'orifice de jonction s'appelle l'*hélicotrème*. Le canal de Löwenberg a une section triangulaire; il est limité extérieurement par une membrane très vasculaire, accolée à la paroi du

limaçon osseux ; en haut par la *membrane de Reissner* (*10*), et en bas par la *membrane* basilaire de l'organe *de Corti* (*5*). Ces deux membranes s'insèrent sur la lame spirale osseuse et divergent pour aller s'attacher aux parois du limaçon. La membrane basilaire est de beaucoup la plus intéressante. Elle porte en effet un appareil fort compliqué, qu'on nomme l'organe de Corti.

La *membrane basilaire* (fig 617, *E*) va de la lame osseuse à la paroi opposée, où elle s'attache par un puissant ligament, le *ligament spiral externe* (*L*). Sur cette membrane, sont placés, sur une série ininterrompues, des organes juxtaposés, en forme d'arcs, dont l'ensemble peut être comparé à une allée couverte druidique (*H*). Chacun de ces arcs est formé de piliers adossés en arc-boutant et de telle sorte que les têtes des piliers internes s'engrènent dans des excavations correspondantes des piliers externes. Le nombre des piliers internes est plus grand que celui des piliers externes : il y en a quatre pour trois piliers externes chez l'homme. Ce sont des productions cuticulaires des cellules épithéliales, dont le corps est figuré dans la figure 617, à la base interne des piliers. Aux deux têtes ainsi accolées fait suite une lamelle, à peu près horizontale, dirigée vers l'extérieur. C'est également un produit cuticulaire des cellules qu'elle surmonte ; elle est percée de nombreuses ouvertures, qui lui ont valu le nom de *membrane réticulée*, et par où passent les terminaisons des cellules auditives.

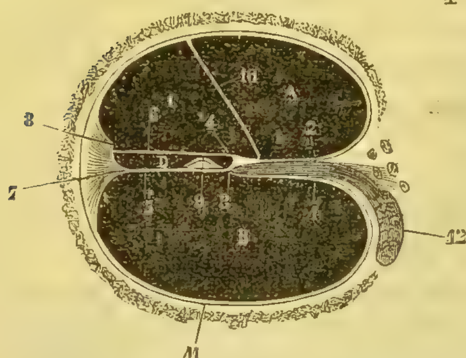


Fig. 616. — Coupe schématique d'un tour du limaçon : A, rampe vestibulaire ; B, rampe tympanique ; C, canal cochléaire ; 1, 2, lame spirale osseuse ; 3, point de sortie des fibres auditives allant à l'organe de Corti ; 4, bandelette sillonnée ; 5, membrane basilaire = paroi inférieure du canal cochléaire ; 6, membrane de Corti = production cuticulaire des cellules de la bandelette sillonnée (représentée à tort par Löwenberg comme s'attachant au ligament spiral ; elle s'arrête au niveau marqué D) ; 7, ligament spiral ; 8, son bourrelet ; 9, organe de Corti, sa coupe ; 10, membrane de Reissner = paroi supérieure du canal cochléaire ; 11, périoste ; 12, ganglion spiral du rameau cochléen du nerf auditif (Löwenberg).

Sur les côtés des arcs, adossées aux piliers qui les forment, se voient des *cellules auditives*, avec leur aspect habituel.

Leurs plateaux, munis de plusieurs cils insérés en fer à cheval, dépassent le niveau de la membrane réticulée, et passent par

les trous que celle-ci présente. Ces cellules sont entremêlées avec d'autres cellules indifférentes qui sont de pures cellules de sou-

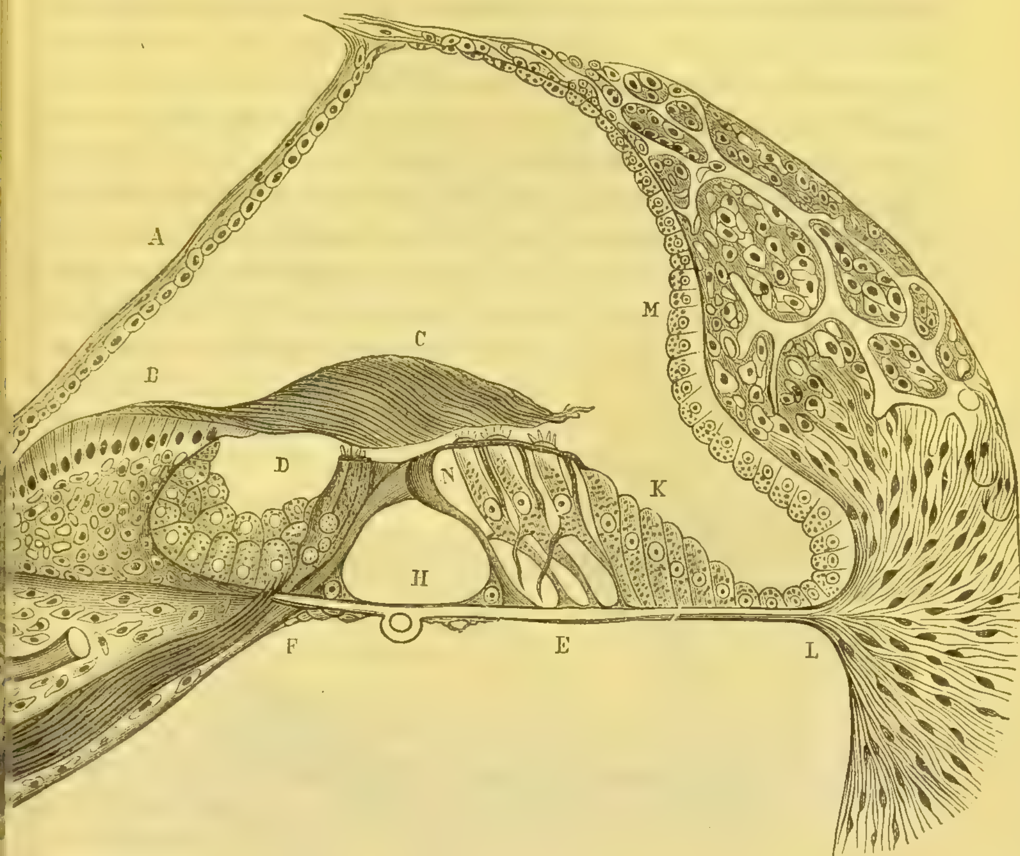


Fig. 617. — Coupe transversale du canal cochléaire et de l'organe de Corti : — A, membrane de Reissner ; B, bandelette sillonnée, dont le revêtement cuticulaire s'étend au-dessus de l'organe de Corti en formant la membrane de Corti, C ; D, sillon spiral interne ; E, lame basilaire ; F, bord libre de la lame spirale osseuse ; H, tunnel de Corti, limité par les arcs ; à la base de ceux-ci, la cellule dont ils ne sont qu'une formation cuticulaire ; K, cellules de Claudius (cellules de soutien) ; L, ligament spiral ; les fibres de Corti s'étendent dans la région LE, de la membrane basilaire ; M, revêtement épithélial du canal cochléaire ; N, cellules nerveuses ; leurs connexions avec le nerf n'ont pas été figurées (1), non plus que les cellules de soutien (cellules de Deiters), qui les séparent ; ces dernières ont un corps basilaire volumineux, occupant tout l'espace inférieur, et se terminent par une extrémité effilée qui pénètre entre les cellules auditives.

tien. Enfin, une épaisse membrane, partant du bord interne, (fig. 617, *C*), s'étend au-dessus de l'allée couverte et recouvre toutes

(1) Ces connexions sont encore obscures ; suivant Ranvier, les fibres nerveuses formeraient un *plexus externe*, au point où le nerf cochléen est figuré comme se terminant ; de ce plexus partiraient : 1° des fibres allant aux cellules internes ; 2° des fibres externes qui traverseraient le tunnel de Corti, et aboutiraient aux cellules externes, après avoir formé trois plexus externes, un au-dessous de chaque rangée de cellules auditives externes.

les cellules sensorielles; son bord externe libre correspond à la limite des rangées que forment ces dernières. Elle est dure et solide, mais élastique, et s'applique sur les cils des cellules auditives à la manière d'un étouffoir.

Le nerf auditif pénètre par l'axe du limaçon. Ses fibres se séparent peu à peu les unes des autres, en s'inclinant brusquement, pour pénétrer dans la lame spirale osseuse. Leur ensemble forme ainsi une hélice qui s'étend jusqu'au sommet du limaçon. Avant de sortir de la lame spirale, elles présentent une cellule ganglionnaire, et l'ensemble de ces cellules forme une ligne spirale continue, connue sous le nom de *ganglion de Corti* et contenue dans un canal osseux, le *canal de Rosenthal;* les fibres vont enfin

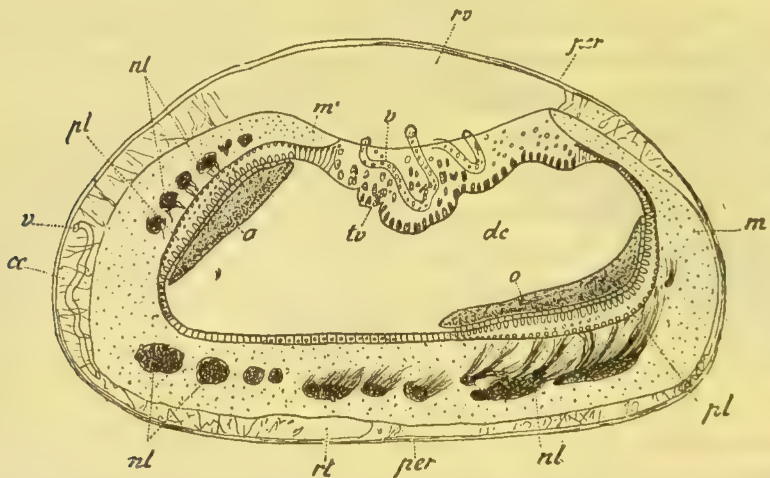


Fig. 618. — Coupe verticale de la lagena de *Columba domestica : dc,* canal cochléaire ; *rt,* rampe tympanique ; *rv,* rampe vestibulaire (entre le labyrinthe membraneux et le labyrinthe osseux) ; *per,* périoste ; *m,* paroi du labyrinthe membraneux ; *nl,* nerfs auditifs de la lagena ; *pl,* plaque sensorielle du canal cochléaire ; *tv,* tegmentum vasculosum ; *o, o,* otolithes ; *v,* vaisseau ; *cc,* espace lymphatique, établissant entre les rampes une communication partielle (Retzius).

s'unir aux cellules terminales auditives en suivant un chemin encore mal défini (voir la note de la page précédente).

Le rôle de l'organe de Corti est encore assez obscur ; suivant l'hypothèse ingénieuse d'Helmholtz, ce serait un véritable analyseur, nous permettant d'apprécier la hauteur et le timbre des sons. Dans la membrane basilaire, se trouvent en effet de 16 à 20000 fibres rigides, implantées dans la lame spirale osseuse ; comme leur longueur va en augmentant de la base au sommet du limaçon, chacune d'elles est capable de vibrer sous l'influence d'un son et d'un seul. Elles fonctionneraient donc à la manière des cordes de harpe ou de piano, qui entrent en vibration sous l'action

d'une note donnée à côté d'elle. Ces vibrations se communiquent aux cellules que les fibres supportent, et qui par suite vont frapper contre la lame de Corti. Elles sont ainsi impressionnées. Les arcs serviraient uniquement à alourdir les cordes, et à leur permettre de vibrer à l'unisson de sons moins aigus.

Malheureusement cette séduisante hypothèse n'est rien moins que rigoureusement démontrée, et demande à être appuyée sur des observations directes qui sont d'une extrême difficulté.

Le limaçon chez les autres Vertébrés. — On ne retrouve nulle part un organe de Corti aussi développé à beaucoup près que chez les Mammifères. Chez les Oiseaux, il existe encore une membrane, cuticulaire, présentant des fibres à son intérieur (fig. 618, *pl*). Elle correspond à la membrane basilaire des Mammifères ; suivant Helmholtz, ses fibres seraient capables de vibrer chacune à l'unisson d'un son déterminé, et l'appareil permettrait encore d'apprécier la hauteur des sons. Il n'existe plus trace d'arcs de Corti.

Les deux rampes adjacentes existent comme chez les Mammifères, mais bien plus réduites ; la rampe tympanique est séparée de la fenètre ronde par une sorte de petite chambre, munie de deux membranes garnissant deux fenêtres opposées : l'une est la fenêtre ronde, et est en rapport avec l'oreille moyenne ; l'autre est en rapport avec la rampe tympanique.

Chez les Reptiles, on ne trouve plus rien qui rappelle l'organe de Corti.

Le limaçon a, à part cela, la même structure que chez les Oiseaux, et aboutit à une fenêtre ronde par sa rampe tympanique. Celle-ci disparaît avec le limaçon chez les Batraciens, sauf chez quelques Anoures.

2°. — Oreille externe et oreille moyenne.

Parties accessoires de l'oreille chez les Mammifères. — Chez les Vertébrés supérieurs, le labyrinthe, nous l'avons déjà vu, est enfoncé plus ou moins profondément dans les os du crâne. Il importe donc que des organes spéciaux interviennent pour lui communiquer les vibrations sonores. C'est le rôle de l'*oreille externe* et de l'*oreille moyenne*. C'est chez les Mammifères que l'une et l'autre sont le mieux développées. C'est eux que nous prendrons pour types.

1° *Oreille externe*. — L'oreille externe des Mammifères se compose de deux parties : un *pavillon* chargé de colliger les sons, et de les réfléchir dans un conduit, le *conduit auditif externe*. Celui-ci se termine par une membrane tendue, mince et vibrante,

le *tympan*. Le pavillon est aussi chargé de nous renseigner sur la direction des sons. Il est constitué par des cartilages et des muscles, qui lui donnent, dans la plupart des types, une certaine mobilité. Chez les Primates, ces derniers sont très réduits, et n'ont aucun mouvement possible. Ce sont les Chauves-Souris qui sont les mieux douées à cet égard. Dans certaines espèces, les dimensions du pavillon atteignent parfois presque celles du corps, et le conduit auditif peut être clos par une valvule, qui n'est autre chose que le *tragus* de l'homme fort développé. Par contre le pavillon est rudimentaire chez l'Otarie. Il manque chez les Phoques, les Cétacés, la Taupe et l'Ornithorhynque, mais le conduit audititif n'en existe pas moins.

2° *Oreille moyenne* ou *caisse du tympan*. — C'est une cavité, séparée de l'oreille externe par le tympan, de l'oreille interne par les membranes des fenêtres ovale et ronde. Un canal, la *trompe d'Eustache*, la fait communiquer avec le pharynx; il nous montre l'origine de cette cavité; mais il a un rôle physiologique, celui de communiquer à l'air que la caisse contient les variations de la pression atmosphérique, et d'éviter ainsi une tension du tympan, qui se produirait forcément, si la tension n'était pas la même des deux côtés, ce qui affaiblirait la finesse de l'ouïe. Du reste un autre fait empêche ces brusques variations de tension : c'est la présence de cavités plus ou moins vastes, communiquant avec la caisse du tympan; elles augmentent le volume de l'air et par suite diminuent l'intensité des variations de pression. Ces cavités, qu'on désigne sous le nom de *cellules mastoïdiennes*, sont creusées dans le rocher; elles atteignent parfois un énorme développement, et, pour les loger, l'os offre une saillie visible extérieurement; c'est la *bulle*, si apparente chez les Rongeurs, les Carnivores, etc.

Entre le tympan et la membrane de la fenêtre ovale, est tendue une chaîne osseuse formée de quatre petits osselets, que l'on a désignés d'après leur forme sous les noms de : *marteau*, *enclume*, *os lenticulaire*, *étrier*.

Le marteau est fixé par son manche au tympan ; la sole de l'étrier est appliquée contre la fenêtre ronde, qu'elle ferme complètement, et aux parois de laquelle elle est attachée par un ligament annulaire. Cette chaîne est mue par des muscles, et son rôle est non seulement de conduire les vibrations au labyrinthe, mais encore de tendre ou de relâcher, par l'intermédiaire des muscles du marteau, la membrane du tympan, qui peut ainsi percevoir également les sons faibles et intenses.

Nous avons vu, à propos du squelette viscéral, l'origine fort

curieuse de ces osselets. Le marteau correspond à l'articulaire, portion proximale du cartilage de Meckel, tandis que son apophyse grêle représente l'angulaire. L'enclume correspond à l'os carré ; l'étrier enfin à l'hyomandibulaire des Poissons, tandis que sa sole résulte de l'ossification directe d'une portion de la paroi de la capsule otique.

Quant à l'os lenticulaire, c'est une sorte d'os sésamoïde sans importance morphologique. Il disparaît d'ailleurs assez généralement dans les divers Mammifères.

Étudions maintenant les diverses modifications que ces parties accessoires subissent dans la série des Vertébrés.

Oreille moyenne et oreille externe des Vertébrés. — Au-dessous des Mammifères, l'oreille externe diminue d'importance. A part certains types (*Rapaces nocturnes*, *Crocodiliens*), où il est représenté par un faible repli, le pavillon disparaît complètement. Le conduit auditif, déjà court et large chez les Oiseaux, disparaît complètement chez un grand nombre de Reptiles, et la membrane du tympan est directement recouverte par la peau, qui parfois est différenciée au-dessus de lui (quelques Batraciens et Reptiles), d'autres fois passe sans s'interrompre. L'oreille moyenne est déjà plus constante. Elle existe chez les Oiseaux à peu près identique à ce qu'elle est chez les Mammifères avec ses cellules mastoïdiennes et sa trompe d'Eustache. Cette dernière se réunit avec sa congénère et débouche avec celle-ci dans le pharynx par un orifice unique.

Chez les Batraciens et les Reptiles, la dégradation de l'oreille moyenne est tout à fait manifeste ; elle manque même totalement chez les Ophidiens, les Amphisbænes et l'*Hatteria*, parmi les Reptiles, chez les Urodèles et quelques Anoures (*Bombinator*, etc.), parmi les Batraciens. Même dans les autres, la caisse du tympan se montre bien plus nettement comme une dilatation du pharynx : la trompe d'Eustache est courte et large, et parfois à peine discernable.

La *chaîne des osselets* est partout bien différente de ce que nous l'avons vue chez les Mammifères. A partir des Oiseaux, l'os carré en effet ne fait plus en rien partie de l'oreille, et sert à l'articulation de la mâchoire inférieure. L'hyomandibulaire pénètre seul dans l'oreille, et la chaîne se réduit à un seul os, tendu entre le tympan et la membrane de la fenêtre ovale ; c'est la *columelle*. Elle correspond à l'étrier des Mammifères, dont parfois même elle affecte la forme. Plus souvent elle a l'aspect d'une tige, divisée en plusieurs fragments chez les Batraciens Anoures.

Alors même que l'oreille moyenne disparaît, la columelle n'en

persiste pas moins, et on la retrouve, par exemple chez les Serpents, cachée sous la peau et tout au contact de la fenêtre ovale sous-cutanée.

Appareil de résonnance des Poissons. — Chez les Poissons, l'oreille externe et l'oreille moyenne disparaissent entièrement. Malgré cela il existe dans un certain nombre de groupes un appareil de résonnance remarquable, grâce à la connexion qui s'établit entre l'appareil auditif et la vessie natatoire.

Cette connexion peut d'ailleurs être variable. Chez les Percidés, les Clupéidés, etc., elle se fait par l'intermédiaire d'un diverticule de la vessie natatoire qui vient s'appliquer contre une fenêtre de la capsule auditive ; chez les Siluroïdes, les Cyprinoïdes, etc., c'est grâce à la présence d'une chaîne osseuse, dépendant des arcs et des côtes des quatre premières vertèbres, et reliant la vessie natatoire au vestibule.

Signification morphologique des diverses parties de l'oreille. — La question s'est depuis longtemps posée de savoir si les parties accessoires de l'organe auditif, l'oreille moyenne et l'oreille externe, sont des organes *sui generis*, ou au contraire de simples modifications d'organes déjà existants et déviés de leur destination primitive.

L'embryogénie a montré que la caisse du tympan doit être considérée comme une dépendance de la première fente branchiale primitive, correspondant à l'évent des Sélaciens.

Chez ces derniers d'ailleurs, le canal de l'évent vient s'appliquer contre le labyrinthe et joue déjà le rôle de la trompe d'Eustache et de l'oreille moyenne (Muller).

Chez les autres Vertébrés, le développement montre nettement la caisse du tympan comme formée par une invagination de la première fente branchiale dont l'orifice externe se ferme ensuite. La membrane de la fenêtre ronde est produite par l'accolement de ses parois avec celles de la capsule auditive, restées membraneuses en ces points. Le tympan est formé lui-même par l'accolement de cette même paroi avec le tégument externe.

Comme l'évent est placé entre l'arc mandibulaire et l'arc hyoïdien, il ne peut paraître étonnant de voir ces formations squelettiques se modifier et devenir des parties intégrantes de l'oreille.

L'hyomandibulaire devient la columelle ou, chez les Mammifères, l'étrier. A leur tour les dépendances du premier arc, qui servent en général à l'articulation de la mâchoire inférieure, sont, chez les Mammifères, incluses dans l'oreille moyenne et forment l'enclume et le marteau. Ces diverses pièces semblent nues dans l'oreille moyenne, mais elles sont en réalité entourées par une gaine membraneuse formée par l'involution primitive, qui en a fait le tour.

L'oreille externe elle-même, chez les Mammifères, est formée aux dépens d'expansions des lèvres externes de la fente branchiale.

Pour ce qui regarde l'oreille interne, qu'on considérait jusqu'ici comme une formation *sui generis*, elle est regardée elle-même par les auteurs les plus récents soit comme une fente branchiale modifiée (Houssay), soit tout au moins comme correspondant à un organe des sens branchial (Beard).

§ 5. — *Organes de la vue.*

Les yeux existent d'une façon constante chez tous les Verté-

brés. Dans quelques types tout au plus, habitants des cavernes (*Amblyopsis spelæus*, du Kentucky, *Proteus anguinus* de Carniole et de Dalmatie) ou des grandes profondeurs, ces organes, inutiles au milieu de l'obscurité complète, peuvent disparaître, comme nous l'avons vu dans d'autres embranchements. Mais ce sont là des exceptions.

Plus souvent, les yeux sont rudimentaires ou cachés sous la peau, et, tout en conservant la structure normale, ne sont plus visibles extérieurement. Tels sont les *Gymnophiones*, le *Plataniste* du Gange, parmi les Cétacés, et quelques Rongeurs ou Insectivores à vie souterraine (*Talpa cæca*, etc.).

Les yeux sont placés à la partie supérieure de la face dans des cavités osseuses du crâne, à parois plus ou moins complètes, les orbites.

L'œil, dont la structure générale est très constante chez les Vertébrés, présente à considérer trois parties essentielles :

1° Un appareil de revêtement extérieur, la *sclérotique*, formée par le développement de la capsule oculaire, déjà mentionnée à propos du crâne ;

2° Un appareil d'impression, la *rétine*, membrane constituée par un ensemble de bâtonnets dont chacun est la terminaison d'une fibre nerveuse ; ces diverses fibres se réunissent pour former le nerf optique. — La rétine est doublée par la *choroïde*, membrane très vasculaire pour assurer la nutrition de la rétine, et pigmentée de noir pour empêcher les réflexions intra-oculaires, qui nuiraient à la netteté de la perception ;

3° Un appareil dioptrique, qui se compose des parties suivantes :

a) La *cornée transparente*, qui n'est que la partie antérieure devenue transparente de la sclérotique ;

b) L'*humeur aqueuse*, occupant la chambre antérieure de l'œil ;

c) Le *cristallin*. Celui-ci est rattaché aux parois du globe oculaire par une membrane annulaire, séparant la chambre antérieure de la chambre postérieure. Elle dépend de la membrane hyaloïde, et s'attache sur la capsule cristallinienne, elle-même limitée par deux lames, les *cristalloïdes*, ménageant entre elles un espace lenticulaire, où se trouve logé le cristallin ;

d) Le *corps vitré*, de la consistance de l'albumine, occupant la chambre postérieure de l'œil, et enveloppé de toutes parts par la membrane hyaloïde, qui s'accole à la rétine (fig. 619).

Cet appareil dioptrique concentre les rayons lumineux, de façon à les faire converger sur la rétine, et il équivaut à une lentille

unique, dont il est possible dans chaque cas de calculer les courbures et l'indice de réfraction ;

4° Enfin un appareil d'accommodation, qui sert à régler l'action de la lumière. Il se compose : *a*) d'un diaphragme annulaire, l'*iris*, dont l'ouverture centrale, la *pupille*, en se dilatant ou se contractant, permet l'accès d'une plus ou moins grande quantité de lumière, suivant l'intensité de celle-ci ;

b) D'un dispositif qui permet de modifier les courbures des milieux ou la position relative de ces milieux et de l'écran rétinien. Si ces divers éléments étaient immobilisés, la convergence des rayons sur la rétine, et par suite la netteté des images, n'auraient lieu que pour les points du plan focal conjugué de la rétine par rapport à la lentille dioptrique L'appareil d'accommodation permet de voir des objets situés à des distances plus variées.

Nous devrons enfin étudier en dernier lieu les parties accessoires de l'œil, à savoir :

1° Les *muscles* destinés à mouvoir le globe oculaire ;

2° Les *glandes* qui lubrifient et nettoient la cornée transparente ;

3° Les *voiles membraneux* qui s'étendent au-devant de l'œil pour le protéger et répartir sur sa surface les liquides sécrétés par les glandes lubrifiantes.

Développement de l'oeil. — L'œil des Vertébrés est peut-être, de tous les organes, celui dont le développement est le plus complexe. Voici les principales phases qu'il traverse :

1° Sur les côtés du thalamencéphale, à la base de sa partie antérieure, naissent deux diverticules creux, reliés chacun au cerveau par un pédoncule. Les diverticules fortement renflés sont les *vésicules optiques*. Les pédoncules seront plus tard les nerfs optiques ;

2° L'hémisphère extérieur de la vésicule s'invagine dans l'hémisphère proximal, comme le fait une gastrula (fig. 620 A), et il se forme ainsi une *coupe optique* à doubles parois ;

3° Une invagination de l'épiblaste général au-devant de la coupe optique produit d'abord une fossette qui se referme ensuite en une petite vésicule creuse. C'est le rudiment du cristallin, appliqué primitivement au fond de la coupe optique (fig. 620 B) ;

4° Les parois de la coupe se développent et s'avancent vers l'extérieur, approfondissant ainsi l'organe. Le cristallin, toujours en rapport avec les bords de celle-ci, les suit dans leur développement, reste sur l'orifice de la coupe et s'éloigne du fond (fig. 620 D). Mais en un point, l'accroissement de la coupe optique ne se fait pas (fig. 620 C et E). C'est le point par où pénètre le nerf optique, en bas, en dedans et en arrière. Sur le méridien correspondant à ce point se produit ainsi une fissure, la *fissure choroïdienne*, qui laisse une communication entre l'intérieur de la coupe et le mésoblaste environnant. Celui-ci pénètre dans la coupe, et produit l'humeur vitrée, qui conserve toute la vie son caractère de tissu embryonnaire ;

5° Tout autour de la coupe optique, le mésoblaste se différencie et donne naissance à deux couches. L'interne se couvre de pigment et devient la *choroïde*. L'externe forme la *sclérotique ;*

6° Cependant la cavité primitive de la vésicule optique s'oblitère peu à peu, et finalement la coupe optique présente une paroi unique, formée de deux couches accolées (fig. 620 F); l'externe (*p. Ch.*) est une couche pigmentaire, dont le rôle, nous le verrons, a une importance spéciale; l'interne est la rétine proprement dite (*R*), dont l'évolution ultérieure est peu connue;

7° Enfin la fissure choroïdienne se ferme, mais à sa base, tout près du nerf, persiste un vaisseau. Le nerf se recourbe sur les côtés, et forme une gouttière où se loge le vaisseau; bientôt elle se referme sur lui. Le vaisseau est l'*artère centrale de la rétine*, dont la destinée ultérieure est variable suivant les divers groupes;

8° En avant, la différenciation qui a donné la choroïde se continue, mais avec des caractères différents. Le tissu mésoblastique y forme des muscles, qui deviendront plus tard les muscles de l'accommodation, et l'iris. A ce

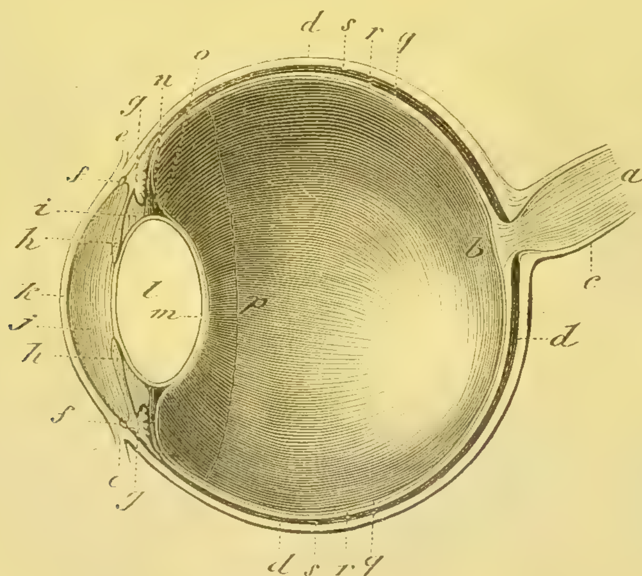


Fig. 619. — Section verticale du globe de l'œil : *a*, nerf optique ; *b*, papille interne ; *c*, gaine conjonctive du nerf ; *d*, sclérotique ; *e*, son union avec la cornée ; *f*, cornée ; *g*, muscle et procès ciliaires ; *h*, iris ; *i*, portion post-irienne ; *j*, portion pré-irienne de la chambre antérieure de l'œil ; *k*, cornée ; *l*, cristallin ; *m*, sa capsule ; *n*, canal de Petit ; *o*, limite antérieure du corps vitré ; *p*, chambre postérieure de l'œil ; *q*, membrane hyaloïde ; *r*, rétine ; *s*, choroïde.

stade le cristallin est appliqué par son centre contre l'épiblaste général. Aussi la couche mésoblastique qui donne l'iris n'atteint-elle pas la partie centrale. Ainsi se ménage l'ouverture pupillaire. A la formation de l'iris contribue aussi le bord antérieur de la coupe optique, qui va lui-même jusqu'au cristallin ;

9° C'est alors seulement que commence la formation de la chambre antérieure. Jusqu'ici le cristallin et le bord de la coupe optique atteignaient l'épiblaste au contact duquel ils se trouvaient. Mais un espace annulaire existe entre ces trois parties. Il est rempli de mésoblaste et c'est aux dépens de celui-ci que se constitue toute la chambre antérieure.

Une substance anhiste est sécrétée en avant du cristallin et éloigne de plus en plus cette lentille de l'épiblaste.

Le tissu mésoblastique prolifère et forme une couche continue au-dessous de ce dernier. C'est lui qui forme la *cornée*, et ses cellules s'y retrouvent sous forme de corpuscules étoilés caractéristiques.

L'épiblaste, fort réduit, persiste cependant à la surface externe de la cornée, et contribue à former sa couche extérieure, qui porte le nom de *conjonctive*.

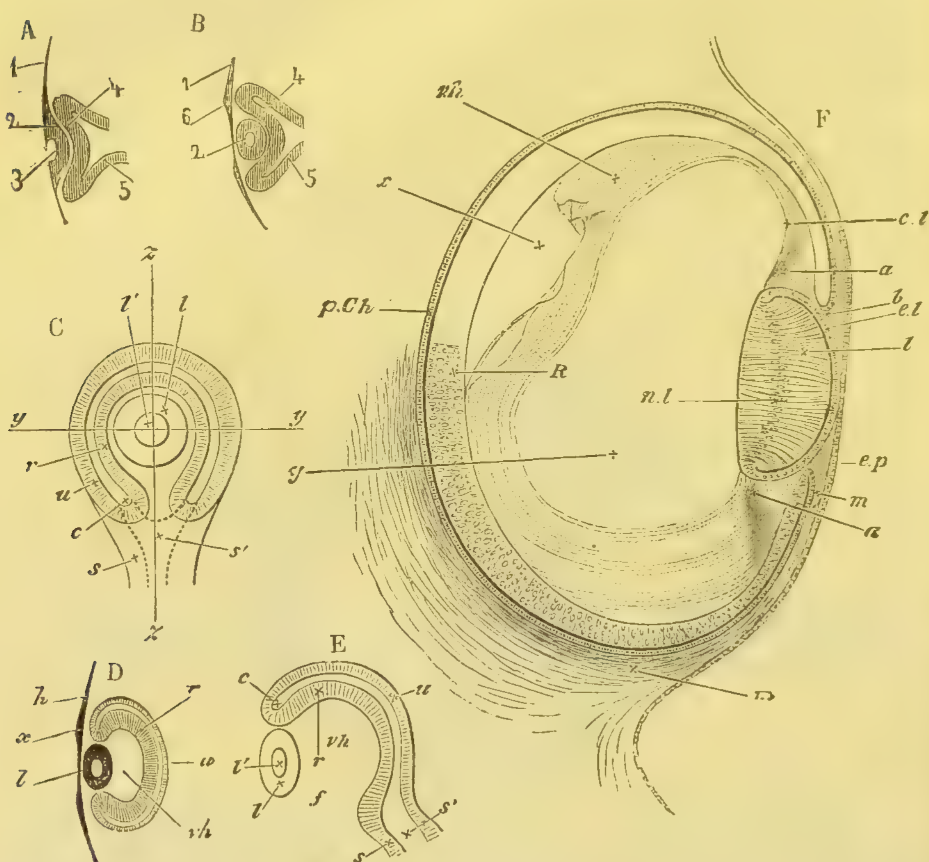


Fig. 620. — Développement de l'œil du Poulet. A et B, premiers stades du développement : 1, épiblaste ; 2, cristallin ; 3, invagination cristallinienne ; 4, paroi extérieure de la coupe optique ; 5, paroi intérieure ; 6, point où le cristallin s'est séparé de l'épiblaste. — C, troisième jour, vue de la face antérieure : *l*, cristallin ; *l'*, sa cavité ; *c*, cavité intérieure de la coupe optique ; *r*, sa paroi interne ; *u*, sa paroi externe (représentée beaucoup trop épaisse) ; *s*, pédoncule de la coupe optique ; *s'*, sa cavité, à un niveau inférieur au plan de la coupe. — D, coupe suivant *yy'* : *h*, épiblaste ; *vh*, cavité de la coupe optique remplie par l'humeur vitrée. — E, coupe suivant *zz'*, intéressant la fissure choroïdienne *f*. — F, coupe au quatrième jour : *ep*, épiblaste ; *R*, rétine (paroi antérieure de la coupe optique) ; *p.Ch*, couche des calices choroïdiens (paroi postérieure) ; *b*, bord extrême de la coupe optique, qui deviendra le bord interne de l'iris ; *l*, cristallin, dont toute la masse est maintenant constituée par la paroi postérieure formée de cellules allongées avec leurs noyaux, *nl* ; la paroi antérieure est réduite à une couche de cellules aplaties, *el* ; *m*, mésoblaste périphérique, d'où proviennent la choroïde et la sclérotique ; *y*, rudiment du corps vitré ; *x*, rudiment de la membrane hyaloïde ; *a*, rudiment de la capsule du cristallin, en continuité (*c. t.*) avec l'humeur vitrée (Balfour).

Quant à la substance amorphe, elle disparaît, et à sa place se produit la cavité de la chambre antérieure, qui se remplit du liquide qu'on y trouve à l'âge adulte. On retrouve néanmoins les vestiges de la substance amorphe ;

ils forment, sur toutes les parois de la chambre, un revêtement anhiste : la *membrane de Descemet* ou *de Desmours*.

Ainsi se trouve constitué en entier l'œil du Vertébré, au maximum de complication.

Différenciation progressive de l'œil dans la série des Vertébrés. — La phylogénie va nous montrer elle aussi une marche de complication progressive parallèle. Les divers stades se rencontrent en étudiant l'œil des Cyclostomes.

C'est la *Myxine* qui présente l'état le plus inférieur. L'œil y est pour ainsi dire réduit à la coupe optique, qui ne présente déjà plus trace de la vésicule interne primitive. Les deux couches sont déjà bien différenciées : l'externe pigmentée avec une seule assise de cellules ; l'intérieure, bien plus épaisse, ayant déjà les caractères de la rétine. Le fond de la coupe est occupé par un tissu transparent, mésoblastique, l'équivalent évident du corps vitré, dont ce fait nous montre l'ancienneté.

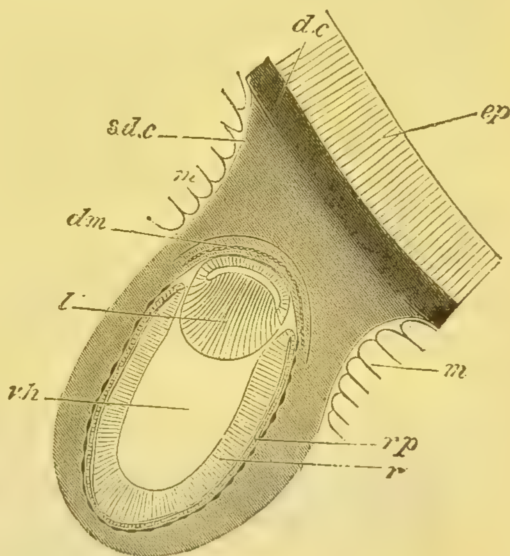


Fig. 621. — Œil d'Ammocète, caché sous la peau : *ep*, épiderme ; *dc*, derme ; *sdc*, tissu sous-dermique ; *m*, muscles ; *dm*, membrane de Descemet ; *l*, cristallin ; *vh*, corps vitré ; *r*, couche nerveuse de la rétine ; *rp*, couche pigmentaire de la rétine (Balfour).

Chez l'*Ammocète* (fig. 621), un pas de plus est franchi, et une supériorité incontestable se montre. Le cristallin apparaît, mais il conserve sa forme originelle de vésicule creuse. Les cellules de la paroi antérieure gardent la forme des cellules épiblastiques ordinaires. Celles de la paroi postérieure au contraire s'allongent, prolifèrent et donnent au cristallin l'aspect d'une véritable sphère. Il n'existe pas trace d'iris.

Sans former d'enveloppes définies, le tissu conjonctif ambiant, par la présence de nombreuses fibres élastiques et de cellules pigmentées, appliquées tout contre la rétine, annonce cependant une tendance à se différencier en choroïde et en sclérotique.

Enfin en avant, se montre un rudiment mal défini de la cornée, ainsi que l'apparition d'une substance amorphe, qui tient la place

de la chambre antérieure et de la membrane de Descemet.

Chez la *Lamproie* adulte, cette substance se creuse d'une cavité, qui est la chambre antérieure. En avant, le tissu mésoblastique forme une vraie cornée, tandis que, tout contre le cristallin, l'iris fait son apparition. En même temps, se constitue tout autour de la rétine une couche bien séparée du tissu conjonctif environnant. Elle présente à la fois des fibres élastiques et des cellules pigmentaires, mais sans qu'on puisse les séparer les unes des autres en deux couches distinctes. De là le nom de *couche choroïdo-scléroticale* qu'elle a reçu.

Enfin chez les Sélaciens, les Ganoïdes et les Téléostéens, l'œil se présente avec tous ses éléments constitutifs.

L'appareil d'accommodation apparaît sur les bords de la coupe optique; la choroïde et la sclérotique se différencient tout à fait et se mettent en rapport l'une avec l'iris, l'autre avec la cornée.

Dès ce moment, la composition de l'œil est toujours la même, et il ne reste plus qu'à examiner. à travers les différents groupes, les variations des organes qui entrent dans sa constitution.

Variations des organes de l'œil chez les Vertébrés.

1° Rétine. — La rétine étant la partie essentielle de l'œil, c'est par elle que l'on doit commencer cette étude. Au point de vue ontogénique, c'est la paroi antérieure de la coupe optique primitive; on peut en anatomie descriptive la décrire comme l'épanouissement des fibres du nerf optique. Au point où celui-ci pénètre dans l'œil, il forme une *papille* à peine proéminente, à partir de laquelle divergent les fibres nerveuses, comme l'indique le schéma (fig. 622). Ces fibres courent à la surface interne du globe de l'œil, et, au point où elles doivent se terminer, elles se recour-

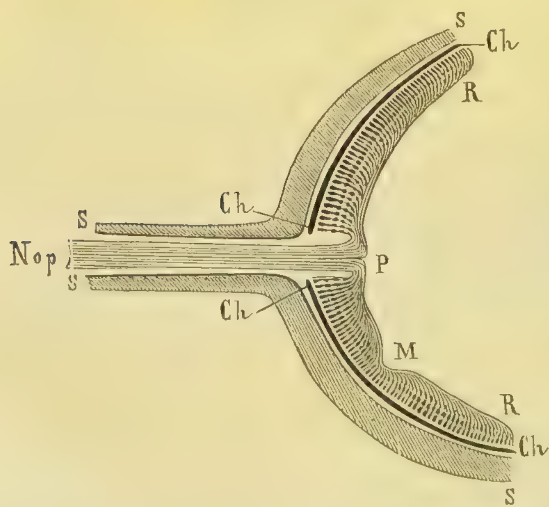


Fig. 622. — Schéma de la rétine : *Nop*, nerf optique; *S*, sa gaine, se continuant par la sclérotique ; *Ch*, choroïde ; R, rétine; P, papille ; M, tache jaune.

bent brusquement à angle droit vers l'extérieur et vont se terminer contre la choroïde.

D'une manière générale, cette terminaison peut présenter deux formes différentes, celles de *bâtonnet* et de *cône*. Les premiers sont de petits prismes longs et grêles, comprimés les uns contre les autres. Les cônes au contraire, découverts par Gœttsch en 1835, ont l'aspect de bouteilles renflées à leur base, et terminées au côté externe par un long col grêle, dont le sommet n'atteint pas le niveau de ceux des bâtonnets (fig. 623). Les uns et les autres sont des productions cuticulaires des cellules terminales des fibres optiques.

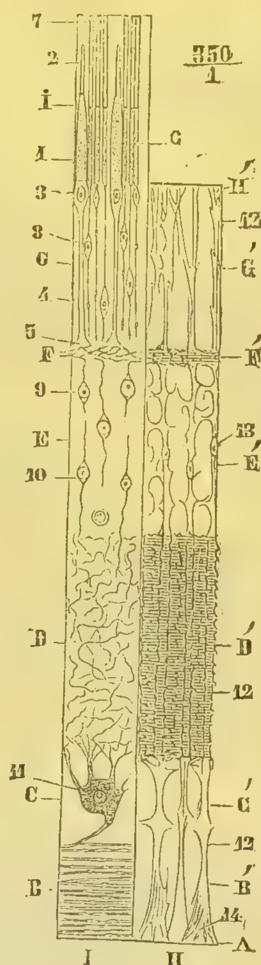


Fig. 623. — Schéma des éléments rétiniens et de la constitution de la rétine. A gauche sont représentés les éléments rétiniens (I) à droite les éléments de soutien (II) : A, membrane limitante interne; B,B', couche des fibres nerveuses; C,C', couche des cellules nerveuses; D,D', couche granulée; E,E', couche nucléée interne; F,F', couche intermédiaire; G,G', couche nucléée externe; H, limitante externe; I, couche des bâtonnets et des cônes; 1, corps de la cellule d'un cône ; 2, cône; 3, noyau de la cellule; 4, fibre correspondante; 5, plexus; 6, cellules des bâtonnets; 7, bâtonnets; 8, noyaux correspondants; 9, 10, cellules bipolaires; 11, cellule multipolaire; 12, cellule de soutien; 13, son noyau; 14, son insertion en ombelle sur la limitante interne (BEAUNIS et BOUCHARD).

Nous pouvons donc dès à présent indiquer deux couches dans la rétine : l'une à l'intérieur formée par les fibres nerveuses courant parallèlement au globe de l'œil, l'autre à l'extérieur, la couche des bâtonnets et des cônes (fig. 623, *B*, *I*).

Mais entre ces deux couches s'en trouvent d'autres, occupant l'espace qui correspond à la longueur de la partie réfléchie de fibres rétiniennes.

Ces couches ont des caractères différents par suite de la présence soit de cellules nerveuses, placées sur le trajet des fibres, soit d'éléments accessoires servant d'organes de soutien (fig. 623).

Les cellules nerveuses occupent trois niveaux différents : les premières (*11*), très volumineuses (20 μ), *multipolaires*, forment la *couche des cellules ganglionnaires*. Elles sont immédiatement au contact de la couche des fibres nerveuses. Chacune d'elles reçoit une de ces fibres, mais elles s'anastomosent en réseau par leurs autres prolongements, et c'est dans ce réseau que prennent naissance les fibres réfléchies. Sur le trajet de celles-ci se trouvent en général

deux cellules nerveuses, il existe donc deux couches de cellules nerveuses placées à deux niveaux différents : les *couches nucléées interne* (*E*) *et externe* (*F*).

La dernière correspond aux cellules des bâtonnets et des cônes (*3*,*8*).

Les éléments de soutien consistent :

1° En une *membrane limitante interne* (*A'*), placée contre la couche des fibres nerveuses, au contact de la membrane hyaloïde du corps vitré;

2° Une membrane limitante externe (*H'*) entre la couche nucléée externe et la couche des bâtonnets;

3° Un réseau de longues cellules fibrilliformes de soutien, parallèles aux fibres réfléchies, et s'étendant de l'une des limitantes à l'autre. Surtout dans leur partie externe, elles sont unies par des anastomoses irrégulières, formant un réseau compliqué, et d'autre part elles s'insèrent par une extrémité ramifiée en ombelle (*14*) sur la limitante interne. Leur corps volumineux (*13*) est placé au niveau de la couche nucléée interne. Ces cellules, souvent considérées à tort comme des éléments conjonctifs, dérivent, comme l'a montré Schwalbe, au même titre que les cellules nerveuses, des parois de la coupe optique; elles sont par conséquent d'origine exodermique.

Enfin dans tout l'espace situé entre les deux limitantes, s'étend une masse de névroglie granuleuse, qui entoure tous les autres éléments, et qui à certains niveaux existe seule ou n'est traversée que par les minces tractus des fibres de soutien.

En résumé, la rétine peut être décomposée en plusieurs couches, qui sont, en allant du corps vitré à la choroïde :

A. Membrane limitante interne.
B. Couche des fibres nerveuses.
C. Couche des cellules nerveuses.
D. Couche granulée (plexus de fibrilles nerveuses).
E. Couche nucléée interne.
F. Couche intermédiaire.
G. Couche nucléée externe (noyaux des bâtonnets et des cônes).
H. Limitante externe.
I. Couche des bâtonnets et des cônes.

Cette constitution est la même chez tous les Vertébrés et ne donne lieu qu'à des variations de détail, que nous n'étudierons pas. Il nous faut seulement insister sur la dernière couche, qui, étant la couche impressionnable, est la plus importante de la rétine.

Au niveau de la papille, les éléments terminaux n'existent pas. Aussi, la vision ne s'effectue-t-elle pas en ce point, que l'on désigne pour cette raison sous le nom de *punctum cæcum* (fig. 624, *P*). Par contre, exactement au point où l'axe optique de l'œil rencontre la rétine, il existe une dépression, la *fovea centralis* (*M*), qui représente le point le plus sensible.

Chose remarquable, il n'y existe que des cônes, ce qui avait fait émettre l'hypothèse que les cônes seuls étaient capables d'être impressionnés par la lumière. On n'admet plus aujourd'hui cette opinion. Chez bon nombre de Poissons, en effet, les cônes sont en si petit nombre, que Max Schultze en avait nié l'existence. En réalité, les deux productions jouent un rôle dans la vision, rôle différent peut-être, mais à coup sûr réel.

Elles semblent exister simultanément chez tous les Vertébrés, mais en proportions variables. Tandis que les bâtonnets domi-

nent chez les Poissons, ce sont les cônes chez les Reptiles et les Oiseaux.

Leurs dimensions sont également très variables. Chez les Poissons, les bâtonnets atteignent une longueur énorme. Quant à leur diamètre, tandis que chez les Batraciens il n'en existe que 30,000 par millimètre carré, il y en a chez l'Homme de 250,000 à 1,000,000.

2° Calices pigmentaires. — Les extrémités des terminaisons nerveuses sont en rapport avec une couche pigmentaire spéciale, longtemps confondue avec la choroïde, mais qui doit en être net-

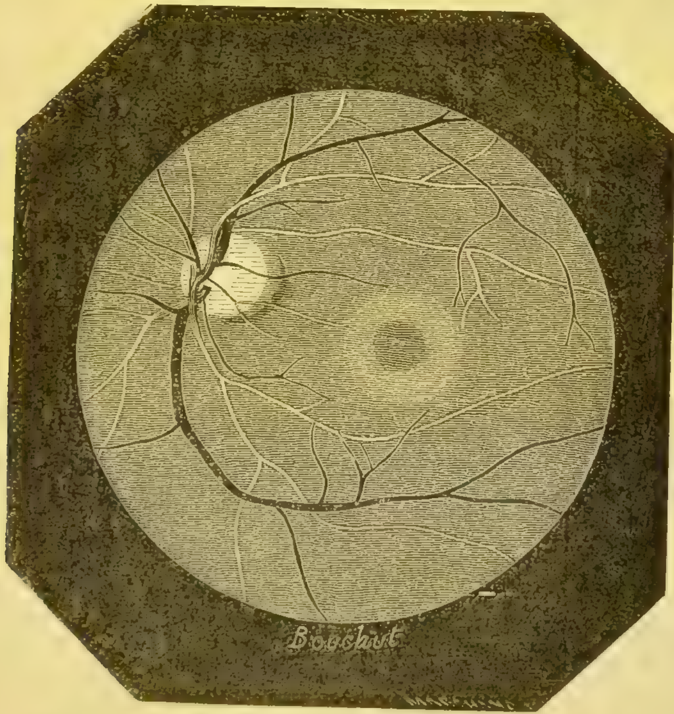


Fig. 624. — Aspect du fond de l'œil, montrant la papille, la tache jaune, et les vaisseaux de la rétine.

tement distinguée, bien qu'elle soit en contact avec elle. Son origine est en effet fort différente. Elle provient de la paroi postérieure de la coupe optique. Cette zone pigmentaire est composée de cellules épithéliales, qui forment une gaine autour des bâtonnets et des cônes. Ces cellules renferment un pigment coloré, le *pourpre rétinien*, découvert par Boll et Kühne, qui a la remarquable propriété de se décolorer à la lumière. La couche externe de la rétine est donc le siège de phénomènes chimiques semblables à ceux qui se passent sur les plaques photographiques. On peut observer, sur le fond de l'œil d'un animal exposé à la lumière et sacrifié immédiatement ensuite, l'image extrêmement petite des

objets environnants. Cette image porte le nom d'*optogramme*. C'est là le mécanisme de la vision par les bâtonnets. Mais il semble que les cônes ne jouissent pas de la même propriété. Ils n'ont aucun rapport avec le pourpre rétinien, et si on détache la couche des bâtonnets de sa matrice pigmentaire, on voit les bâtonnets seuls colorés par le pourpre. Il ne faut donc pas s'étonner si cette matière colorante, et par suite aussi la couche qui la produit, manquent dans la *fovea centralis*, où existent seulement des cônes. De là le nom de *tache jaune*, qui rappelle l'absence de pigment. C'est ce qui a lieu aussi chez les animaux où les cônes existent presque seuls, comme chez beaucoup de Reptiles.

On a voulu voir là une négation de l'importance du pourpre rétinien. Ce n'est pas là une conclusion forcée, et la seule qui s'impose c'est que le mécanisme de l'impression des cônes est différent.

Suivant des recherches toutes récentes, le mécanisme serait dû à un raccourcissement des cônes soumis à la lumière, qui s'allongent au contraire à l'obscurité. Des mensurations ont été faites, qui ont donné des résultats très différents suivant les animaux, mais toujours fort nets. Le mécanisme de la photesthésie serait ainsi entièrement trouvé.

Contrairement à ce que l'on pouvait supposer *a priori*, contrairement aussi à ce qui a lieu chez presque tous les Invertébrés, les bâtonnets et les cônes optiques tournent leur extrémité dans la direction opposée à celle d'où vient la lumière, c'est-à-dire, à proprement parler, vers la face postérieure de la rétine.

La lumière, pour arriver à l'appareil d'impression, doit donc traverser toutes les couches internes de la rétine, ce qui suppose leur transparence absolue. Le mécanisme de la vision n'est pas plus difficile à expliquer, mais on est fort embarrassé quand il s'agit de comprendre la raison d'être phylogénétique d'une disposition aussi singulière et aussi paradoxale.

La plus remarquable tentative d'explication à cet égard a été émise d'abord par BALFOUR, puis reprise et développée par DOHRN (1). La fossette oculaire des Protovertébrés était primitivement placée directement sur la peau, exposée à la lumière, tournant ses éléments impressionnables (bâtonnets) vers celle-ci, comme chez les Invertébrés. Plus tard, cette fossette se trouva englobée dans la gouttière encore ouverte qui représentait le cerveau. Lorsque cette gouttière fut fermée en une vésicule, la lumière cessa d'arriver directement à l'ocelle ; mais ces yeux primitifs s'allongèrent latéralement, pour gagner, sur les côtés, la périphérie du corps, et y retrouver la lumière ; dans ce mouvement, la couche des bâtonnets n'a pas cessé de regarder la cavité intérieure de la vésicule ; lorsque la coupe optique s'est formée, cette couche vient donc se placer contre la couche pigmentaire postérieure, et la disposition que nous avons décrite se trouve réalisée.

Suivant DOHRN et HOUSSAY, la vésicule optique aurait fait son apparition au niveau d'une fente branchiale, qui aurait dès lors cessé de fonctionner et dont l'invagination épiblastique serait devenue, d'après HOUSSAY, le cristallin.

(1) M. S. Neapel, t. VI, 1885.

L'objection principale qu'on puisse opposer à la théorie de Dohrn est la difficulté d'expliquer comment l'œil a pu continuer son fonctionnement pendant son trajet dans la profondeur des tissus : la perte d'usage aurait en effet dû amener sa régression. Peut-être faut-il expliquer ce fait par une transparence des tissus des Protovertébrés, permettant à la lumière d'arriver à l'œil, et de l'impressionner, mais vaguement, puisqu'il n'existait pas d'appareil dioptrique; l'œil pinéal jouait d'ailleurs, sans doute, un rôle important dans la vision de ces Protovertébrés.

3° Choroïde. — La choroïde enveloppe la rétine dans toute son étendue. On peut y distinguer deux couches :

1° L'une externe, formée de cellules étoilées, partiellement pigmentées, et de fibres élastiques, plongées dans une substance interstitielle granuleuse. Chez les Sélaciens et les Téléostéens, il s'y dépose de petits cristaux, qui lui donnent un éclat métallique et lui ont valu le nom de *membrane argentée ;*

2° La couche interne est la *couche vasculaire* formée par un lacis de vaisseaux d'une extrême richesse. Tandis que les artères et les veines sont à l'extérieur, les capillaires occupent une zone interne, à laquelle on a donné le nom de *couche chorio-capillaire*. Elle présente chez les Poissons une remarquable hypertrophie, et forme un bourrelet, qu'on avait longtemps pris pour une glande, la glande choroïdienne. Ce n'est en réalité qu'un plexus, un réseau admirable, en communication avec la branchie accessoire, qui est elle-même un pareil réseau. Son rôle est peu connu.

C'est dans la même couche que se développe dans certains types une formation spéciale, le *tapis*, qui donne à la choroïde un aspect métallique brillant.

Il peut occuper tout le fond de l'œil ou une partie seulement. Mais partout où il existe, le pigment rétinien ne se produit pas, en sorte que le fond de l'œil, ailleurs d'un noir profond, y brille d'un vif éclat. Le tapis se présente chez un grand nombre de Vertébrés. On le retrouve chez les Raies, les Lacertiliens, les Crocodiliens, l'Autruche, et surtout chez les Mammifères (Ongulés, Carnivores, Cétacés); son éclat peut être dû à des causes diverses: tandis que chez les Poissons où il a son maximum d'éclat, il doit son origine à des dépôts de cristaux analogues à ceux de la membrane argentée, il est produit chez les Mammifères par des cellules (Carnivores) ou par des fibres (Ongulés) sur lesquelles des phénomènes d'interférence amènent la production de jeux de lumière particuliers.

4° Sclérotique. — La sclérotique, membrane de soutien, peut présenter dans sa constitution tous les tissus dont nous avons parlé à propos du sclérome. Presque exclusivement formée, chez la plupart des Mammifères, de fibres élastiques entre-croisées sur une épaisseur considérable, elle est cartilagineuse chez les Mono-

trêmes. C'est un caractère général chez tous les Oiseaux, les Reptiles et les Batraciens. Le plus souvent même, il se produit une sorte de bague formée de pièces osseuses imbriquées, et soutenant le cercle d'insertion de la cornée (fig. 625). Plus rarement un second anneau entoure le point d'entrée du nerf optique.

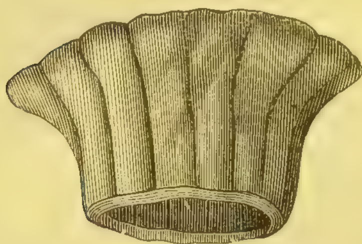


Fig. 625. — Cercle osseux de la sclérotique d'un Oiseau (Leuckart).

Chez les Poissons enfin, tous les types sont représentés, et la sclérotique peut être fibreuse (Lamproie), cartilagineuse (Sélaciens) ou partiellement ossifiée (Téléostéens).

5° Milieux transparents. — La *cornée* est le premier des milieux transparents traversés par la lumière. Fortement convexe chez les Vertébrés aériens, particulièrement chez les Oiseaux, elle s'aplatit dans les types aquatiques, et devient presque plane chez les Poissons. Elle est doublée, nous l'avons vu, en dehors par la conjonctive, qui est une partie de la muqueuse, en dedans par la membrane de Descemet, dont nous avons aussi vu l'origine.

Complètement dépourvue de vaisseaux en général, elle est au contraire très vasculaire chez les Poissons, surtout chez les Téléostéens, où les vaisseaux atteignent presque le centre.

L'*humeur aqueuse* occupe la chambre antérieure entre la cornée et le cristallin. Son abondance dépend de la forme des deux organes. Elle est minimum chez les Poissons, maximum chez les Oiseaux, à cornée si bombée.

Le *cristallin* est de beaucoup le plus important des milieux de l'œil. Sphérique chez les Vertébrés aquatiques, chez les *Serpents* et les animaux nocturnes, il s'aplatit beaucoup dans les autres groupes, surtout chez les Oiseaux. Il est enfermé dans une capsule formée par les deux cristalloïdes, et sur l'équateur de laquelle vint s'attacher la membrane hyaloïde.

Pour bien comprendre cette connexion, il faut indiquer les modifications que présentent les membranes de l'œil dans la région antérieure. En avant de l'équateur de l'œil se trouve une ligne sinueuse appelée *ora serrata*. En avant de cette ligne :

1° La choroïde s'épaissit, pour former l'iris et l'appareil ciliaire qui seront étudiés tout à l'heure;

2° La rétine, au contraire, diminue brusquement d'épaisseur, et se réduit à ses éléments de soutien et à ses calices pigmentaires; elle tapisse l'appareil ciliaire en dedans, et s'étend ensuite à la face postérieure de l'iris jusqu'à la pupille, pour former l'*uvée;*

3° Enfin la hyaloïde s'épaissit aussi, forme la zone de Zinn, et va s'attacher sur l'équateur de la capsule cristallinienne.

Dans cette région, le corps vitré se sépare de la hyaloïde, pour passer derrière le cristallin; il laisse entre lui et la hyaloïde un canal circulaire, le canal de Petit (fig. 619, *n* et fig. 627, *22*).

6° ARTÈRE HYALOÏDE ET ORGANES QUI S'Y RAPPORTENT. — Le corps vitré lui-même ne mériterait pas de nous arrêter longtemps. Mais il est bon d'insister sur un point de l'histoire de son développement. Nous avons vu qu'au moment de la fermeture de la coupe optique, une artère persistait, et, entourée peu à peu par le nerf optique, méritait le nom d'artère centrale de la rétine. Cette artère pénètre à l'intérieur de l'humeur vitrée, la traverse et se ramifie abondamment autour du cristallin, en un riche réseau, formant la *capsule vasculaire du cristallin.*

Chez les MAMMIFÈRES, elle disparaît dès le septième mois de la vie fœtale. On peut cependant en trouver des vestiges, soit tératologiquement, soit normalement dans certains types (Ongulés), sous forme d'un petit filament blanchâtre. Ailleurs, sa place est occupée à l'état adulte par un canal lymphatique, allant de la papille à la face postérieure du cristallin. Dans les autres groupes, elle persiste, en se modifiant plus ou moins profondément, et donne naissance à une série d'organes divers qu'il nous faut étudier.

a) Peigne des Oiseaux (fig. 626). — Chez les OISEAUX, part du centre de la papille un organe membraneux, de forme variable, couvert de plis, qui lui ont fait donner le nom de *peigne.* Il s'avance dans la chambre postérieure de l'œil, mais reste toujours séparé du corps vitré par la hyaloïde qui le recouvre. Parfois, il reste libre dans cette chambre, sans atteindre le cristallin (Poulet); d'autres fois, au contraire, il vient se souder à la cristalloïde postérieure. Sa structure interne ne dénote la présence d'aucun élément musculaire, mais celle d'un lacis vasculaire extrêmement développé, soutenu par des fibres élastiques, entremêlées de cellules pigmentaires. On a fait beaucoup d'hypothèses sur le rôle de cet organe, dont la seule fonction semble être en définitive de nourrir le corps vitré, la rétine des Oiseaux

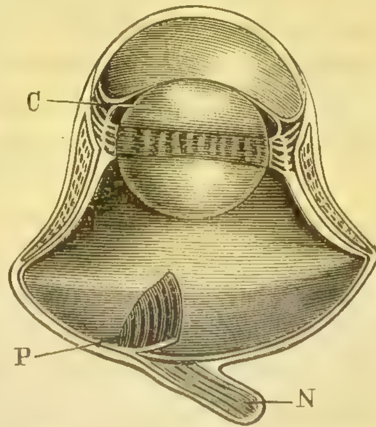


Fig. 626. — Peigne des Oiseaux : N, nerf optique; C, cristallin; P, peigne (LEUCKART et SÖMMERING).

n'étant pas vasculaire. L'*Apteryx* seul ne possède pas de peigne. On le retrouve moins développé chez les Reptiles, sauf chez les *Chéloniens*.

b) Repli falciforme et cloche des Poissons. Leur rôle dans l'accommodation. — Enfin chez les Poissons, les organes qui représentent le peigne jouent un rôle un peu plus important. Du centre de la papille, part un ligament légèrement recourbé, qui traverse la chambre postérieure dans la direction du cristallin; arrivé non loin de ce dernier, ce ligament, le *repli falciforme*, se recourbe vers l'axe optique, pénètre dans le cristallin, où il se termine par un renflement de forme variable, connu sous le non de *cloche* ou *campanula Halleri*. Parfois le ligament falciforme est rattaché à un point latéral de la choroïde, par un second ligament partant près de la cloche.

Dans d'autres cas enfin, la cloche existe seule, sans trace de repli falciforme . Le ligament ne renferme pas de muscles, mais une artère et une veine non ramifiées et un nerf; il est comparable par suite au peigne des Oiseaux, et ne joue pas d'autre rôle que celui de porter et de nourrir la cloche. Il n'en est pas de même de cette dernière. Celle-ci est, en effet, constituée par des fibres contractiles. Elles s'insèrent d'une part sur l'enveloppe conjonctive de la cloche, d'autre part sur la capsule du cristallin. Lorsqu'elles se contractent, elles attirent en avant la face postérieure de celui-ci. Le cristallin devient donc moins bombé, et peut voir les objets plus éloignés. L'œil des Poissons, disposé au repos pour voir les objets rapprochés, a donc un appareil d'accommodation qui lui permet de voir les objets éloignés.

7° Appareil d'accommodation des Vertébrés supérieurs. Muscle ciliaire. — Tout différent est l'appareil d'accommodation de l'œil chez les autres Vertébrés. Il est constitué essentiellement par le *muscle ciliaire*. Celui-ci est un muscle annulaire, dont la figure 627 indique la forme et qui dépend de la choroïde. Ses fibres s'attachent d'une part à cette membrane, de l'autre à la ligne suivant laquelle la cornée s'unit à la sclérotique. A sa face interne, il est tapissé par la couronne ciliaire, formée elle-même de soixante-dix à quatre-vingts replis ou *procès ciliaires* extrêment vasculaires, qui convergent vers le centre du cristallin. Lorsque le muscle ciliaire se contracte, en prenant le point *6*, comme point fixe, il est clair que la choroïde est attirée en avant. Par suite, le point marqué *20* est lui-même attiré plus près de l'axe optique, et, en vertu de son élasticité, le cristallin se bombe en avant comme l'indique la partie gauche de la figure.

Cet appareil est formé chez les Mammifères de fibres lisses.

Chez les Oiseaux et les Reptiles, ce sont des fibres striées qui le constituent. Ce sont les premiers qui, de tous les Vertébrés, ont le muscle ciliaire le plus puissant. Ce muscle devient très faible dans les Batraciens, et se réduit à un simple ligament chez les Poissons ; il ne joue donc plus aucun rôle dans l'accommodation, assurée uniquement par des fibres musculaires de la *cloche de Haller*.

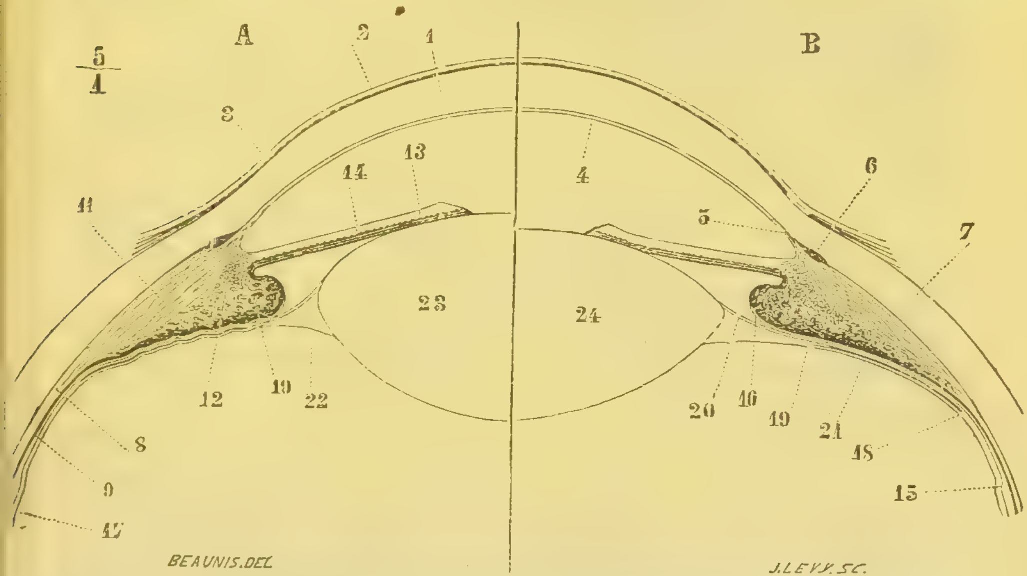


Fig. 627. — Mécanisme de l'accommodation. A, œil accommodé; B, œil au repos; 1, cornée ; 2, conjonctive ; 3, membrane basale de la conjonctive ; 4, membrane de Descemet; 5, anneau tendineux, où s'insère le muscle ciliaire ; 6, canal lymphatique de Schlemm ; 7, sclérotique ; 8, choroïde ; 9, rétine ; 10, procès ciliaires; 11, fibres radiées du muscle ciliaire ; 12, ses fibres circulaires ; 13, iris ; 14, uvée ; 15, 16, portion ciliaire de la rétine (*ora serrata*) ; 17, membrane hyaloïde; 18, 20, zone de Zinn; 19, limite du corps vitré dépourvu en ce point de membrane ; 22, canal de Petit, compris entre la zone de Zinn et le corps vitré ; 23, cristallin accommodé; 24, cristallin au repos (Beaunis).

8° Appareil modérateur de la lumière. — L'appareil modérateur de la lumière est, nous l'avons vu, l'*iris*. C'est un voile annulaire, placé en avant du corps ciliaire et du cristallin, et percé en son centre d'une ouverture, la *pupille*. Il renferme des fibres musculaires circulaires, qui agissent comme un sphincter et rétrécissent la pupille. Ces fibres sont généralement des fibres lisses, mais il y a des exceptions (Ganoïdes, Plagiostomes, Oiseaux). On a décrit parfois des fibres radiées qui seraient antagonistes des précédentes et dilateraient la pupille. Leur existence n'est pas démontrée ; la dilatation de la pupille, due au grand sympathique, est un phénomène d'inhibition, analogue à l'action des nerfs vaso-dilatateurs.

Outre ses fibres musculaires, entremêlées de vaisseaux, l'iris

comprend une couche postérieure, l'*uvée*, qu'on doit rapporter à la rétine.

Les deux rangées de cellules qui la forment, chargées d'un pigment noir, représentent respectivement les deux parois de la coupe optique. En avant, l'iris est aussi revêtu d'un épithélium très pigmenté, qui donne aux yeux leur couleur.

La pupille, que circonscrit l'iris, est généralement ronde; mais souvent aussi, elle se présente sous la forme d'une fente horizontale (Cheval, etc.) ou verticale (Chat, etc.). Dans quelques types (plusieurs Ruminants ; Sélaciens Hypotrèmes), son bord offre des franges irrégulières qui peuvent se rabattre dans le plan de la pupille et fermer complètement celle-ci, à la manière d'un opercule. D'autres fois, les franges vont d'un bord à l'autre, et divisent en deux parties l'orifice pupillaire, qui semble alors être double (*Anableps*, *Tetrophthalmus*).

Les mouvements de l'iris, d'intensités fort variables, sont purement réflexes, et se produisent sous l'influence des variations de l'intensité lumineuse.

9° Appareil protecteur de l'œil. — Cet appareil protecteur peut comprendre : 1° les parois osseuses qui forment l'orbite ; et 2° des replis membraneux pouvant former au-devant de l'œil un voile plus ou moins complet. Ce sont les *paupières*.

a) *Orbites*. — L'orbite, quand elle est complète, a la forme d'une cavité conique, ouverte en avant, et présentant dans ses parois trois ouvertures principales: l'une, située en arrière, au sommet du cône, laisse passer le nerf optique : l'autre, au côté interne, livre passage aux vaisseaux et aux nerfs nourriciers de l'œil. C'est la *fente sphénoïdale*. Enfin une autre fente fait communiquer l'orbite avec la fosse temporo-maxillaire. Elle est faible chez les Primates, mais le plus souvent, elle s'élargit au point que l'orbite ne forme plus avec la fosse susdite qu'une seule et même cavité. Les variations sont d'ailleurs trop grandes pour que nous puissions y insister plus longtemps dans ces leçons élémentaires.

b) *Paupières*. — L'appareil palpébral n'existe pour ainsi dire pas chez les Poissons. On ne peut guère donner ce nom au bourrelet cutané qui entoure le cercle de l'œil. Chez les *Squales* cependant, il existe, au côté interne de l'œil, un repli nettement formé, où peuvent s'apercevoir des muscles et des glandes. Il représente l'organe que nous décrirons tout à l'heure sous le nom de *troisième paupière* ou *membrane nyctitante*.

Chez les *Batraciens Anoures* et les Reptiles, les paupières commencent à prendre un développement plus grand.

Les Sauriens possèdent les deux paupières supérieure et inférieure, d'une façon très nette. Mais, on constate dans un certain nombre de types une tendance curieuse à une soudure de ces deux voiles. Dans le *Caméléon*, l'étendue de l'œil qu'ils laissent à découvert se réduit à une mince fente longitudinale.

Chez le *Gecko*, et tous les Serpents, la soudure est complète, et l'œil est recouvert comme par une seconde cornée, formée uniquement par les paupières absolument transparentes, et séparée de la véritable cornée par un sac clos, le *sac conjonctival*, où s'assemblent les larmes.

Chez les Chéloniens, au contraire, l'ouverture des paupières est bien fendue, et on voit apparaître le rudiment de la troisième paupière, dans l'angle interne de cette ouverture.

C'est chez les Crocodiliens et les Oiseaux que l'appareil palpébral est le plus parfait. Il se compose de trois voiles ; deux d'entre eux sont mobiles verticalement, surtout l'inférieur. Le troisième, à l'intérieur de ceux-ci, est attaché à l'angle interne de l'œil, et, d'un mouvement horizontal, peut recouvrir le globe oculaire tout entier, par un mécanisme assez compliqué et d'ailleurs fort variable.

Chez les Mammifères (sauf chez les Sirénides), les deux premières paupières sont encore mieux développées, et leur bord libre est soutenu par un petit arc fibreux, appelé à tort *cartilage tarse*, qui n'existe pas dans les autres groupes. A l'inverse de ce qui a lieu chez les Oiseaux, c'est la paupière supérieure qui est la plus mobile. Les mouvements de ces deux paupières sont amenés, comme d'ailleurs dans tous les groupes : 1° par un muscle orbiculaire, qui agit comme un sphincter occluseur ; 2° par deux muscles ouvrant l'œil, l'*éleveur de la paupière supérieure*, et l'*abaisseur de l'inférieure*.

La troisième paupière n'est, à beaucoup près, pas aussi complète que chez les Oiseaux ; elle ne recouvre jamais la totalité de l'œil. Elle n'est d'ailleurs réellement visible que dans quelques types, chez le Chien, les Ruminants, et plus encore chez le Cheval. Dans les autres, elle est moins développée, et chez les Primates et les Cétacés elle ne forme plus qu'une toute petite lamelle en forme de croissant, absolument immobile. C'est le *repli semi-lunaire*.

10° Glandes des paupières. — Les paupières contiennent dans leur intérieur un certain nombre de glandes. Les unes, *glandes muqueuses*, sont communes à tous les Vertébrés ; elles occupent la face interne, et sécrètent un mucus. C'est au même groupe qu'il faut rattacher les *glandes de Harder*, qui dépendent de la

troisième paupière, et dont l'importance est proportionnelle au développement de celle-ci. Elles sont encore représentées chez l'Homme par un petit bourgeon glanduleux, qui forme la *caroncule lacrymale.*

Les autres glandes palpébrales sont spéciales aux MAMMIFÈRES, et ce fait s'explique aisément par l'homologie de ces glandes avec les glandes sébacées particulières à ce groupe. Ce

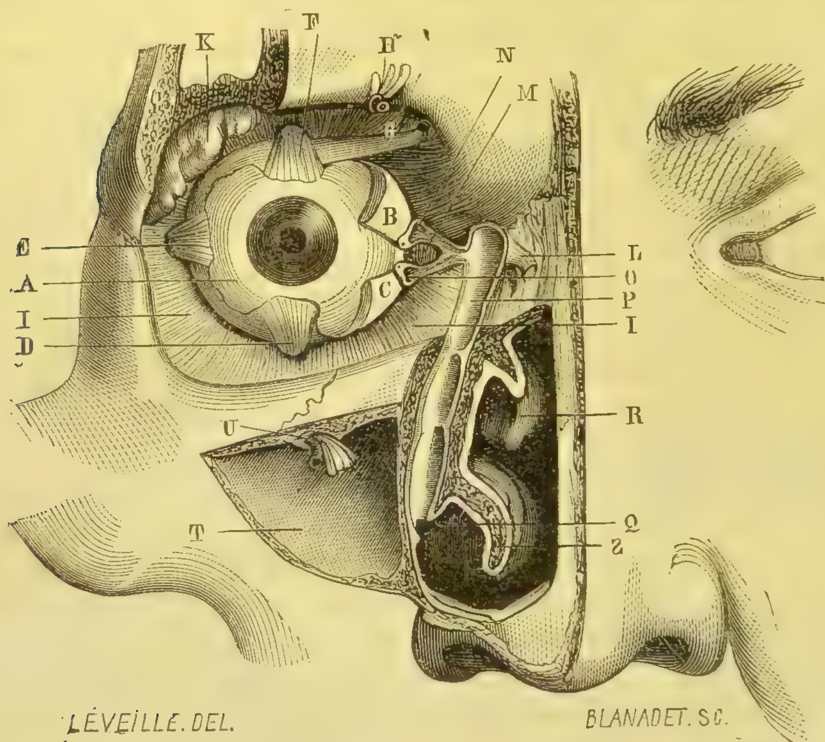


Fig. 628. — Appareil lacrymal : A, globe de l'œil ; B, C, paupières partiellement enlevées ; D, E, F, muscles droits ; G, muscle grand oblique ; H, vaisseaux et nerfs sus-orbitaires ; I, capsule de Tenon ; K, glande lacrymale ; L, tendon de l'orbiculaire ; M, caroncule lacrymale ; N, O, dilatation du canal lacrymal ; P, canal lacrymal ; Q, son orifice dans les fosses nasales ; R, cornet moyen ; S cornet inférieur ; T, sinus maxillaire ; U, sinus et nerfs sous-orbitaires.

sont d'abord les *glandes ciliaires*, qui ne sont que les glandes sébacées propres aux cils qui garnissent le bord de la paupière. Elles sécrètent un liquide onctueux, qui, quand il s'exagère, donne la *chassie*

Les autres, plus volumineuses, sont des glandes en forme de petites grappes à courts rameaux irréguliers, situées parallèlement les unes aux autres dans l'épaisseur des paupières, et débouchant sur leur bord libre. On en compte environ cinquante chez l'Homme. Ce sont les *glandes de Meibomius.*

Appareil lacrymal. — Un autre appareil glandulaire, plus important et plus répandu, est l'*appareil lacrymal.* Il est chargé de la sécrétion des larmes, qui, répandues sur la cornée par les mouvements des paupières, humectent constamment l'œil, et chassent les poussières qui pourraient s'y déposer.

L'organe principal est la *glande lacrymale*, volumineuse masse, placée à l'angle supéro-externe de l'œil, tout contre la paupière supérieure, d'où les larmes s'échappent par plusieurs conduits distincts.

Cet appareil manque chez les Oiseaux ; on ne le retrouve pas non plus chez les Vertébrés aquatiques (Poissons, la plupart des Batraciens, Cétacés, Phoques, etc.). C'est chez les Serpents qu'il est le plus développé, mais dans ce groupe, les larmes ne peuvent se répandre au dehors, et restent à l'intérieur du sac conjonctival clos que forment leurs paupières soudées.

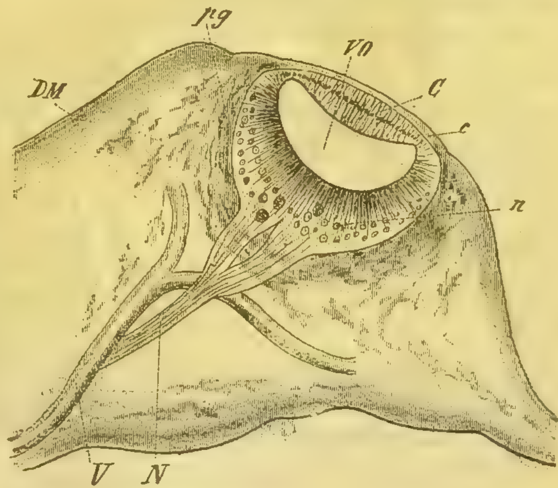


Fig. 629. — Œil pinéal de *Lacerta ocellata* : *VO*, vésicule optique ; *G*, cristallin ; *c*, cornée ; *n*, couche des noyaux de la rétine ; *DM*, dure-mère ; *V*, vaisseau ; *N*, nerf optique ; *pg*, cellule pigmentaire (Spencer).

D'ailleurs, chez les autres Vertébrés, ce n'est que dans des cas anormaux, que la sécrétion des larmes s'exagère, et que celles-ci coulent le long des joues. Normalement, ce liquide s'écoule dans les fosses nasales par un conduit spécial. Les larmes pénètrent dans ce conduit par deux ouvertures, situées à chacune des paupières, près de l'angle interne (*points lacrymaux*). La disposition du conduit lui-même est suffisamment expliquée par la figure 628.

11° Muscles de l'œil. — L'appareil moteur de l'œil est constitué par des muscles, s'insérant d'une part sur les parois de l'orbite, d'autre part sur le globe oculaire. On peut les diviser en trois groupes :

1° Les *muscles droits*, au nombre de quatre (supérieur, inférieur, interne, externe) qui s'insèrent, au fond de l'œil, tout autour du trou optique, et d'autre part sur la partie antérieure de

la sclérotique, formant ainsi une sorte de pyramide quadrangulaire autour de l'œil;

2° Les *muscles obliques*, au nombre de deux. Ils prennent insertion au côté interne de l'orbite, et passent l'un au-dessus, l'autre au-dessous de l'œil, autour duquel ils forment un anneau presque complet.

Chez les Mammifères, le muscle supérieur présente sur son trajet un tendon intermédiaire, qui passe sur une poulie de renvoi, placée près de l'arcade supérieure de l'orbite. Cette disposition curieuse est trop connue par les descriptions d'anatomie humaine, pour que nous y insistions longuement. Elle est d'ailleurs expliquée par la figure 628;

3° A ces muscles s'ajoute, chez les Mammifères à orbites incomplètes (tous sauf les Primates), chez les Reptiles (moins les Serpents) et chez les Anoures, un *muscle rétracteur du globe de l'œil;* il constitue un cône complet autour de l'œil, à l'intérieur des muscles droits.

Œil pinéal. — Outre les yeux latéraux qui existent d'une façon très générale chez les Vertébrés, on rencontre partout les restes d'un œil impair, primitivement attaché à l'encéphale au point d'union du cerveau intermédiaire et du cerveau moyen. Ces restes sont en général très réduits et constituent l'*épiphyse* ou *glande pinéale*, dont il a été question à propos du cerveau. Mais plusieurs Lacertiliens, d'après les découvertes de de Graaf (1) et surtout de B. Spencer (2), ont conservé cet *œil pinéal* dans toute son intégrité, et permis de retracer l'histoire phylogénétique de l'épiphyse chez les Vertébrés.

L'épiphyse naît partout à la place indiquée plus haut sous forme d'un diverticule de la vésicule cérébrale antérieure, qui se divise bientôt en deux parties : 1° une vésicule distale; 2° un pédicule primitivement creux, mais devenant en général solide, et rattachant la vésicule au cerveau. Leydig, en 1868, avait déjà pressenti, chez la Grenouille, la nature sensorielle de cet organe, qu'il appelait l'*organe frontal*, et que Götte démontra être identique à l'épiphyse. D'autre part Rabl-Rückard, chez la Truite, Ahlborn, chez la Grenouille, avaient montré l'identité de son développement avec celui des vésicules optiques et conclu à son assimilation avec un œil impair. Cette conclusion ne fut démontrée que par l'étude des Lacertiliens.

Le type de structure le plus complet est réalisé chez l'*Hatteria*. L'œil a la forme d'une vésicule close. Sa paroi antérieure est renflée en une véritable lentille cristallinienne, formée de longues cellules nucléées. La paroi postérieure est la rétine, très compliquée et où on peut distinguer jusqu'à cinq zones superposées, dont la plus interne est formée de bâtonnets pigmentés, et dont la plus externe est en rapport avec le nerf épiphysaire, parfaitement développé.

L'œil pinéal du *Lacerta ocellata* est construit sur le même type; mais un symptôme de dégénérescence se manifeste déjà par la transformation de plusieurs cellules rétiniennes en cellules pigmentaires. Dans le *Varanus giganteus*, le pigment envahit même le cristallin. La dégénérescence se manifeste davantage chez l'*Anguis*, le *Seps*, le *Calotes*, etc., où le nerf n'atteint plus l'œil pinéal.

(1) Z. A., t. IX, 1886.
(2) Q. J., t. XXVI, 1886.

Enfin chez le *Caméléon* et le *Cyclodus*, l'organe pinéal reste à un stade embryonnaire et est simplement constitué par un diverticule creux, renflé à son extrémité. Le pédicule devient un vrai nerf chez le *Caméléon*, il reste à l'état de tube creux chez le *Cyclodus*.

Chez tous ces Sauriens, l'œil pinéal vient se loger dans un orifice du crâne, le *trou pariétal*, et se trouve par suite immédiatement au-dessous de la peau, dépourvue de pigments en ce point.

Dans tous les autres groupes de Vertébrés, l'épiphyse est un organe tout à fait altéré. Son origine épithéliale est masquée par une dégénérescence profonde, et il est pénétré de cloisons conjonctives vasculaires. Il ne peut remplir aucune fonction connue.

Néanmoins, il est permis de conclure que, là aussi, l'épiphyse représente un œil pinéal frappé de dégénérescence et d'arrêt de développement. Les Lamproies ont en effet une épiphyse plus complexe que les autres Poissons, et chez les Sélaciens, elle est constituée comme chez le Cyclodus; il est, d'autre part, presque certain que les Stégocéphales, ancêtres des Batraciens, étaient doués d'un œil pinéal fonctionnel, comme l'atteste le trou pariétal du crâne, très considérable. Actuellement, le stade le plus spécialisé, réalisé chez les têtards d'Anoures, est comparable à la disposition du Caméléon; plus tard, la vésicule se sépare de son pédicule, et reste seule en dehors du crâne, sous forme d'une tache pigmentaire.

Chez les Oiseaux et les Mammifères, et même chez quelques Lacertiliens (*Ceratophora*), toute l'épiphyse, en dégénérescence complète, est à l'intérieur du crâne.

Il semble d'ailleurs, d'après Spencer, que l'œil pinéal, même chez les Lacertiliens, ne joue jamais un rôle visuel bien caractérisé. Chez l'*Hatteria*, où l'œil est le plus spécialisé, il est placé profondément, au-dessous du trou pinéal, qui est rempli de tissu conjonctif, et ce dernier, pas plus que le derme, ne semble organisé pour permettre un passage facile de la lumière. Chez l'*Anguis* et les types analogues, où il existe une véritable cornée, avec cristallin et rétine, le nerf n'atteint pas l'œil. Il n'y aurait donc que le *Lacerta ocellata*, où l'œil pinéal serait réellement fonctionnel (Wiedersheim).

L'œil pinéal des Vertébrés semble pouvoir être homologué d'une façon parfaite à l'œil impair des Tuniciers. Il a la même situation et la même structure que celui des Salpes et des Pyrosomes, avec cette différence toutefois, que le cristallin, au lieu d'être cellulaire, est une substance amorphe, mais celle-ci provient sûrement d'une dégénérescence des cellules antérieures de la vésicule, et la distinction n'est par suite pas essentielle.

L'œil pinéal est donc un organe essentiellement primitif, qui existait déjà dans le type ancestral d'où sont dérivés tous les *Chordata*, et qui a précédé le développement des yeux latéraux (1).

(1) Voir un résumé détaillé de l'histoire de l'œil pinéal et de l'épiphyse des Vertébrés par Julin dans B. Sc., 1887.

CHAPITRE XXI

VERTÉBRÉS. — APPAREIL GÉNITO-URINAIRE.

L'appareil génital et l'appareil urinaire sont en connexion tellement étroite chez les Vertébrés, tant au point de vue de leur origine qu'à celui de leurs relations définitives, que nous devons les étudier dans un seul et même chapitre.

Les parties essentielles des deux appareils se constituent aux dépens du mésoderme, et, à partir des Sélaciens, l'expulsion des produits sexuels se fait très généralement par l'intermédiaire de conduits appartenant à l'appareil excréteur primitif, soit que ces canaux s'adaptent exclusivement à ce nouveau rôle, soit qu'ils cumulent les fonctions d'uretères et de conduits génitaux.

§ 1. — *Développement.*

1° Pronéphros. — L'appareil génito-urinaire prend tout entier naissance aux dépens de la portion du mésoderme placée au point d'union de la splanchnopleure et de la somatopleure (fig. 630, 2).

La première indication de cet appareil est la formation de canaux qui se constituent aux dépens de l'épithélium péritonéal, et qui sont métamériquement disposés par paires. Leur ensemble est le pronéphros.

Chacun de ces canaux communique avec la cavité péritonéale par un entonnoir cilié; sur leur trajet, ils se mettent en relation avec des pelotons vasculaires, les *glomérules de Malpighi*, qui constituent les véritables organes d'excrétion. Enfin l'extrémité distale de ces canaux débouche de chaque côté dans un canal longitudinal, le *canal du pronéphros*, qui vient s'ouvrir à la partie postérieure du corps, dans la portion cloacale de l'intestin.

L'origine de ce canal a été l'objet d'un grand nombre de mémoires récents. On le croyait jusqu'ici d'origine mésodermique ; mais les recherches d'Hensen, Weldon, Mitsukuri, van Wyhe, Spee, etc., semblent démontrer péremptoirement que le canal du pronéphros naît comme une involution longitudinale de l'épiblaste, au niveau de l'union de la somatopleure et de la splanchnopleure. Le canal ainsi formé (fig. 630A, *W*) s'enfonce peu à peu dans le mésoderme, et se met finalement en connexion avec les tubes segmentaires du pronéphros. Pour expliquer cette double origine si curieuse du pronéphros, Beard a émis l'hypothèse que le canal du pronéphros représentait une

gouttière latérale, creusée à la surface du tégument sur les côtés du corps dans les types primordiaux, et au fond de laquelle débouchaient les conduits segmentaires, isolés les uns des autres comme chez les Annélides. Cette gouttière, transformée en canal par l'affrontement des bords, se serait enfoncée peu à peu au sein du mésoderme. Cette hypothèse séduisante n'est cependant pas admise par WELDON, et demande en effet à être appuyée par des arguments nouveaux.

Le pronéphros semble manquer chez les Élasmobranches. Il n'est représenté que par un renflement terminal du canal, et par l'orifice qui le met en communication avec le cœlome.

Chez les Amniotes, son existence, souvent mise en doute, a été démontrée par Siemerling et Mihalcovics.

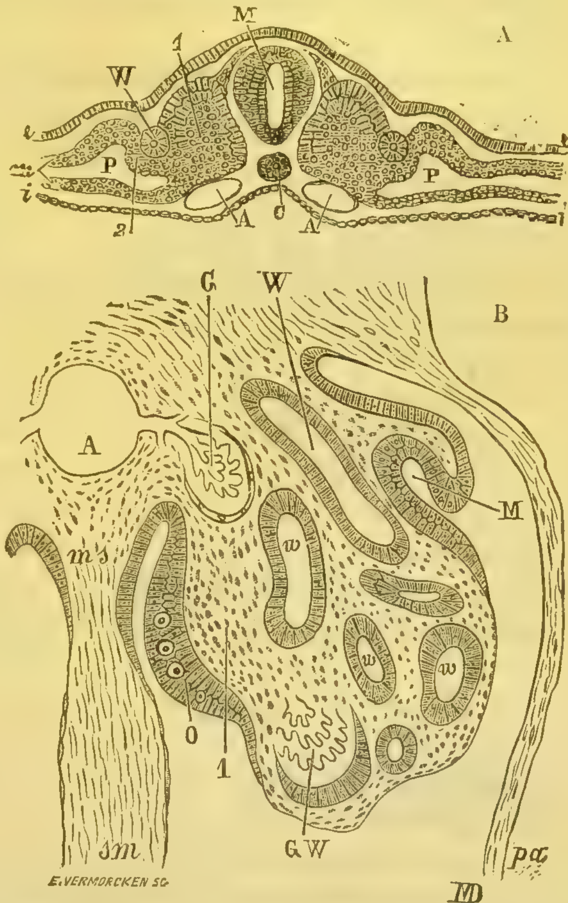


Fig. 630. — A. Coupe transversale d'un embryon de Poulet au troisième jour, montrant le canal du pronéphros, *W*, formé et isolé : *e*, exoderme ; *m*, mésoderme ; *i*, endoderme ; *1*, plaque musculaire ; *2*, point où se développe le pronéphros ; *A*, aorte ; *C*, cœur ; *M*, moelle ; *P*, cœlome (BALFOUR).

B. Pronéphros d'un embryon de Poulet au cinquième jour : A, aorte ; *ms*, *sm*, mésentère à l'extrémité duquel se trouve l'intestin, non figuré ; G, ramification de l'aorte allant former un glomérule du pronéphros ; *W*, canal du pronéphros ; *w*, canalicules du pronéphros ; *GW*, un de ces canaux en rapport avec un glomérule ; *O*, épithélium germinatif, avec quelques ovules déjà développés ; 1, stroma de la glande génitale ; *M*, canal de Müller en formation (Mathias DUVAL).

Le pronéphros disparaît bientôt plus ou moins complètement dans les divers types ; il semble persister seulement chez les Cyclostomes, les Ganoïdes et les Téléostéens. Chez les premiers et quelques-uns de ces derniers, il constitue le seul organe d'excrétion de l'adulte.

2° MÉSONÉPHROS. — Dans tous les autres Vertébrés, de nouvelles formations apparaissent, et constituent le *mésonéphros*. C'est une série de canalicules plus ou moins semblables à ceux du pronéphros, mais leur

origine semble différente. Ils se développent indépendamment du canal du pronéphros, et, au moins chez les Amniotes, indépendamment aussi de l'épithélium péritonéal qui avait formé le pronéphros.

Plus tard, ces canalicules s'ouvrent d'une part dans le cœlome, d'autre part dans le canal du pronéphros, qui devient le *canal du*

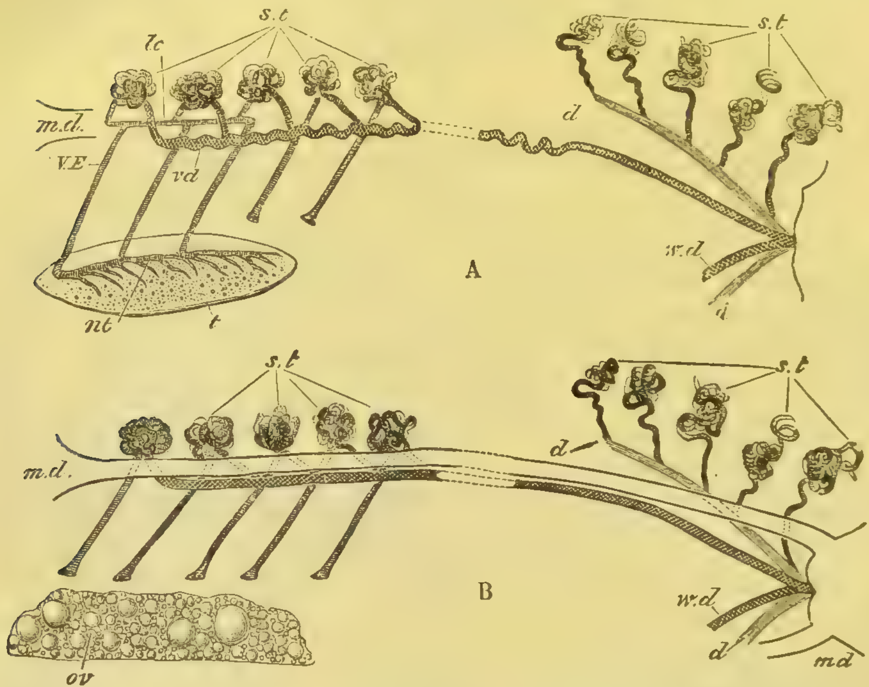


Fig. 631. — Schéma de l'appareil uro-génital chez les Sélaciens adultes. A, mâle; B, femelle : *st*, tubes segmentaires; *ov*, ovaire; *t*, testicule; *md*, canal de Müller; *wd*, canal de Wolff; *d*, uretères, servant à l'excrétion des tubes segmentaires postérieurs; *nt*, conduits séminaux, unis par un tube collecteur longitudinal; *VE*, canaux efférents du testicule; *lc*, canal latéral; *wd*, portion du canal de Wolff, devenue canal déférent (Balfour).

mésonéphros. Complètement développé, chaque canalicule du mésonéphros comprend (fig. 631) :

1° un entonnoir péritonéal;

2° un corpuscule de Malpighi;

3° un tube glandulaire pelotonné;

4° un tube collecteur, qui débouche enfin dans le canal du mésonéphros.

Les néphrostomes persistent dans les Sélaciens et les Batraciens; dans les autres groupes, ils peuvent disparaître à l'état adulte.

Les tubes du mésonéphros gardent fréquemment leur disposition segmentaire dans les Vertébrés inférieurs. Chez les Batraciens, les Oiseaux et les Mammifères, ils se multiplient dans chaque

PLANCHE VIII

SCHÉMA DE L'APPAREIL GÉNITO-URINAIRE DES VERTÉBRÉS.

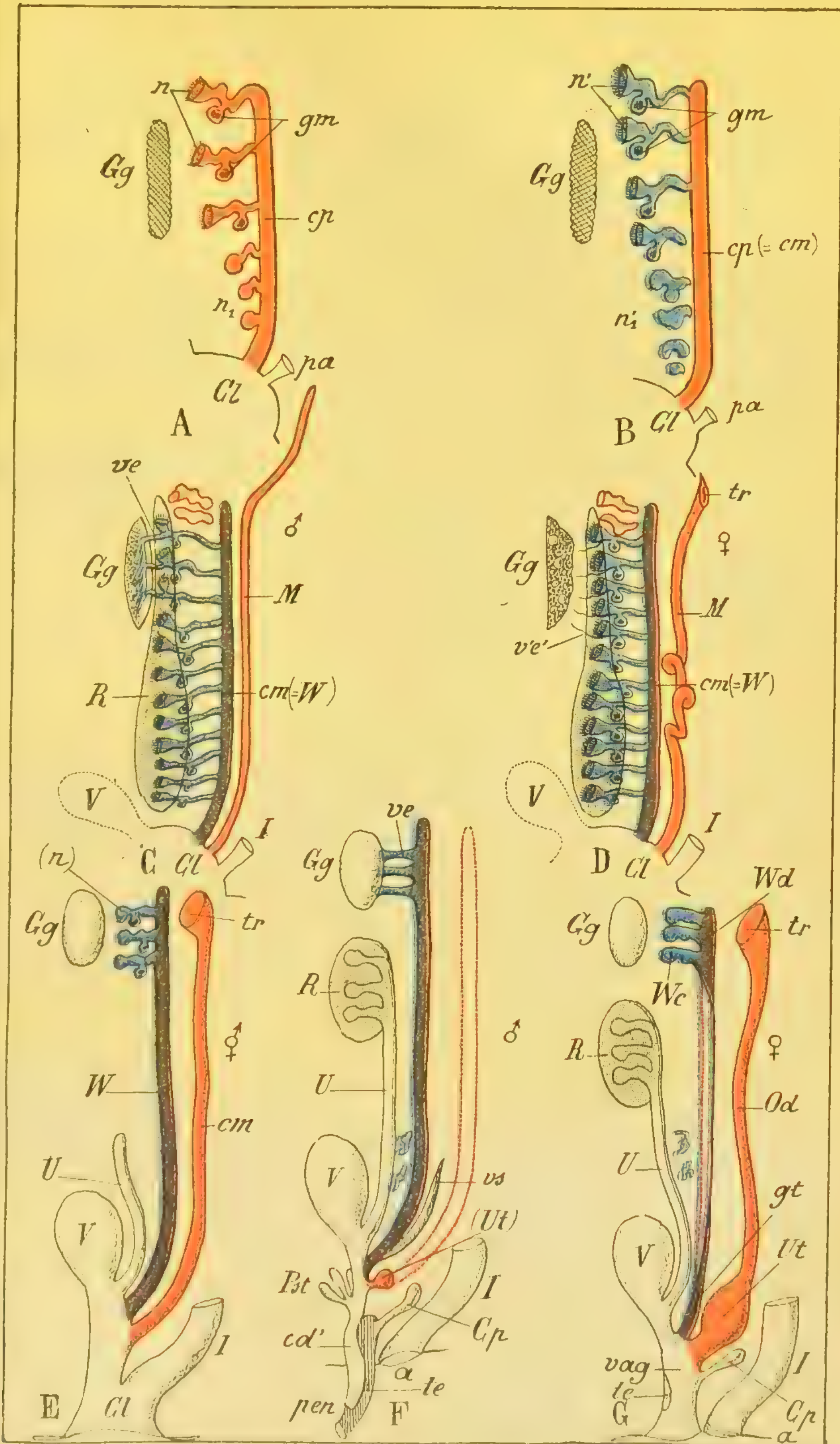
PLANCHE VIII

SCHÉMA DE L'APPAREIL GÉNITO-URINAIRE DES VERTÉBRÉS.

A et **B**, Poissons; **C**, Batraciens mâles; **D**, Batraciens femelles; **E**, schéma général de l'appareil chez les Allantoïdiens (*stade hermaphrodite*); **F**, Allantoïdiens mâles; **G**, Allantoïdiens femelles.

N. B. — Le système du pronéphros a été représenté en *rouge;* le système du mésonéphros en *bleu*; le canal de Müller, appartenant aux deux systèmes, est *violet;* le canal de Wolff, *rouge.*

Gg, glande génitale; **n**, pavillons du pronéphros; $\mathbf{n}_1$ pavillons du pronéphros en voie de développement; **n'**, pavillons du mésonéphros; $\mathbf{n'}_1$, ces pavillons en voie de développement; (**n**) pavillons du mésonéphros non ouverts dans la cavité générale; **gm**, glomérules de Malpighi; **cp**, canal du pronéphros; **cm**, canal du mésonéphros; **W**, canal de Wolff; **Wc**, corps de Wolff; **Wd**, restes du canal de Wolff; **M**, canal de Müller; **ve**, canaux efférents, rudimentaires chez la femelle (**v'e'**); **vs**, vésicule séminale; **Od**, oviducte; **tr**, trompe de l'oviducte; **Ut**, utérus; (**Ut**), *uterus masculinus*; **R**, rein définitif (métanéphros), **U**, uretère; **V**, vessie; **Cl**, cloaque; **pa**, pores abdominaux des Poissons; **I**, intestin; **a**, anus; **Pst**, glandes prostatiques; **cd'**, conduit séminal; **Cp**, glandes de Cooper; **vag**, vagin; **te**, tissu érectile; **pen**, pénis (se reporter au texte).



Paul Méry del. J.-B. Baillière et fils.

Schéma de l'appareil génito-urinaire des Vertébrés.

segment d'une façon considérable ; il s'en forme une quarantaine dans le Poulet.

Division du canal de Wolff ; canal de Muller ; conduits génitaux. — Le canal du mésonéphros reste tel qu'il est chez les Poissons, sauf chez les Sélaciens. Il constitue purement l'uretère définitif; les produits génitaux, devenus libres dans la cavité générale, sont expulsés par des orifices spéciaux, les pores abdominaux.

Chez les Sélaciens (pl. VIII, C et D), le canal au contraire se divise en deux canaux parallèles : l'un d'eux, qui reste en communication avec les tubes segmentaires, est le canal de Wolff (*W*) ; l'autre est le canal de Müller (*M*) ; celui-ci se montre d'abord comme un cordon cellulaire plein, formé par une prolifération des cellules du canal de Wolff suivant une des génératrices ; ce cordon se creuse secondairement d'un canal central. Le canal de Müller ne garde aucune connexion avec les organes urinaires ; sa destinée est différente dans les deux sexes : chez la femelle, il sert de conduit génital ; son extrémité antérieure s'ouvre dans la cavité générale par un entonnoir, la *trompe;* le canal est l'*oviducte*. Chez le mâle, cet orifice n'existe pas ; le canal de Müller n'a aucun rôle physiologique ; mais il n'en persiste pas moins toute la vie.

Chez les Batraciens, la division du canal du mésonéphros est tout à fait semblable, ainsi que les connexions définitives des deux canaux qui en résultent.

Chez les Amniotes, le canal de Müller a une origine notablement différente : il se forme, au moins en partie, aux dépens d'une invagination de l'épithélium péritonéal (fig. 630 B, *M*) ; mais son homologie avec le canal de Müller des Anamniotes n'est cependant pas douteuse. La destinée ultérieure est encore la même. Chez la femelle (pl. VIII, G) il donne les conduits génitaux (trompe, oviducte, utérus, vagin). Chez le mâle, après s'être développé comme chez la femelle, il entre en régression et il n'en reste plus que des rudiments : *hydatide non pédonculé, uterus masculinus* (pl. VIII, F).

Destinée ultérieure du mésonéphros. — Le mésonéphros tout entier constitue le rein définitif chez les Ganoïdes et chez la plupart des Téléosténs. Le canal de Wolff est l'uretère définitif.

Chez les Sélaciens (fig. 631), les tubes du mésonéphros se divisent en deux groupes : les postérieurs (*st*) perdent leur connexion primitive avec le canal de Wolff et vont s'ouvrir dans la partie extrême de ce canal, soit côte à côte, soit par l'intermédiaire d'un canal commun. L'ensemble forme le rein définitif; les tubes antérieurs ne modifient pas leur relation avec le canal de Wolff, ils

restent tels quels chez la femelle, et le canal de Wolff est encore un uretère ; mais chez le mâle, les trois ou quatre premiers entrent en connexion avec le testicule et se mettent à fonctionner comme canaux efférents du liquide spermatique. Quelques tubes cependant conservent leur rôle purement urinaire, de sorte que le canal de Wolff cumule les fonctions de conduit déférent et d'uretère.

La même différenciation se produit chez les Batraciens ; mais les deux parties de la glande ne se séparent pas et restent unies entre elles, au moins dans les formes inférieures.

Chez les Amniotes, le mésonéphros perd de très bonne heure sa fonction urinaire ; chez le mâle, les tubes antérieurs se mettent en relation avec le testicule, et, en s'anastomosant, constituent le *réseau de Haller;* ils se continuent par le *canal de l'épididyme,* qui les réunit, et par le *canal déférent*, qui représente le canal de Wolff dont le rôle d'uretère a complètement disparu.

Quelques tubes n'atteignent pas le testicule et restent à l'état de tubules aveugles rudimentaires, en connexion avec le canal de Wolff ; les antérieurs sont les *vasa aberrantia* (fig. 643, *8*) ; les postérieurs constituent le *paradidyme* ou *organe de Giraldès.*

Enfin c'est aux dépens d'une invagination du canal de Wolff que se forment les vésicules séminales, où le sperme vient s'accumuler avant de s'écouler au dehors par le canal éjaculateur.

Chez la femelle, où le système du mésonéphros perd son rôle d'appareil urinaire, sans gagner de connexion avec l'appareil génital, il y a une régression bien plus complète, et l'adulte ne renferme plus que des rudiments sans rôle physiologique : le *parovarium* ou *organe de Rosenmüller*, correspondant au réseau de Haller du mâle, mais sans aucune issue (fig. 648, *c*) ; le *paroophore*, homologue du paradidyme.

3° Métanéphros. — Chez les Amniotes, le rein définitif se constitue de toutes pièces, comme un nouvel appareil, le *métanéphros.* Un diverticule part du canal de Wolff, près de son arrivée dans le cloaque, et s'étend en avant, jusqu'à une masse mésodermique située derrière le corps de Wolff. Le canal est l'uretère, et la masse mésodermique est le *blastème du rein définitif* qui n'est pas, comme on le voit, sans présenter quelque connexion avec le mésonéphros.

Arrivé dans le blastème rénal, l'uretère envoie dans la masse des diverticules ; ils donnent les *tubes collecteurs*, qui se mettent en continuité avec les *canalicules urinaires.* Ceux-ci, comme les *capsules de Bowman*, qui entourent les glomérules de Malpighi, dérivent directement du blastème rénal (Kupffer, Braun, Balfour).

L'uretère, d'abord uni au canal de Wolff à son extrémité inférieure, ne tarde pas à s'en séparer, et s'ouvre alors directement dans le cloaque.

Formation de la vessie des Amniotes : cloaque; ses transformations. — Chez les Amniotes, les canaux uro-génitaux débouchent dans le tube digestif ou plutôt avec celui-ci, dans une poche commune, le *cloaque*, qui reçoit les conduits génitaux, les conduits urinaires et l'intestin terminal. Cette disposition persiste dans la plupart des cas : Cyclostomes, Sélaciens, Dipneustes, Batraciens, Reptiles, Oiseaux, *Monotrèmes*. Chez les Ganoïdes, la plupart des Téléostéens et presque tous les Mammifères, une cloison divise le cloaque en deux parties : une partie uro-génitale et une partie rectale. La cloison est particulièrement épaisse chez les Mammifères ; c'est le *périnée*, et on décrit deux orifices de sortie : l'orifice uro-génital et l'anus. Enfin les trois orifices peuvent être distincts (*Holocéphales*, quelques *Téléostéens*, quelques *Mammifères* femelles). Chez les Mammifères l'anus est en arrière de la partie uro-génitale ; il est en avant ailleurs.

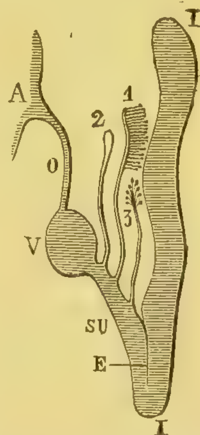


Fig. 632. — Schéma de la formation des conduits-génito-urinaires : *A*, allantoïde ; *O*, ouraque ; *V*, vessie urinaire ; *SU*, sinus uro-génital ; *E*, éperon ; *I*, intestin ; *1*, canal de Woff ; *2*, canal de Müller ; *3*, uretère définitif.

Primitivement, le canal de Wolff, le canal de Müller et l'uretère aboutissent dans cette portion de l'intestin qu'on appelle l'*ouraque*, et qui relie la portion terminale du tube digestif avec l'allantoïde, en formant un angle avec le tube digestif (fig. 632, *O*). Quand l'allantoïde a disparu, l'ouraque seul a persisté, son extrémité inférieure se renfle, et devient la *vessie urinaire*, tandis que la partie supérieure devient le *ligament vésico-ombilical*. Les uretères sont en relation avec la vessie. Au-dessous de celle-ci, l'ouraque donne un canal où arrivent les conduits génitaux ; c'est le *canal* ou *sinus uro-génital*. Bientôt une invagination ectodermique, le *proctodæum*, vient au-devant du point où l'ouraque s'unissait à l'intestin ; c'est elle qui forme la *cavité cloacale*, où débouchent à la fois l'anus et le sinus uro-génital.

§ 2. — *Appareil urinaire.*

A. **Poissons**. — Le type le plus simple de l'appareil urinaire nous est présenté par les *Myxines*, où il consiste en un canal de

Wolff, s'étendant d'une extrémité à l'autre du corps, de chaque côté de la corde dorsale. Il reçoit des tubes segmentaires, métamériquement disposés, dont l'ensemble forme le mésonéphros; leur extrémité est formée par une vésicule close et, à l'intérieur de celle-ci, est un glomérule de Malpighi, dont le vaisseau afférent vient de l'aorte, et dont le vaisseau efférent, au lieu d'aller dans la veine cave, va se ramifier sur les canaux. En avant, se trouve un pronéphros, formé, chez le jeune, d'un grand nombre d'entonnoirs péritonéaux. Plus tard, ce pronéphros se sépare du canal de Wolff.

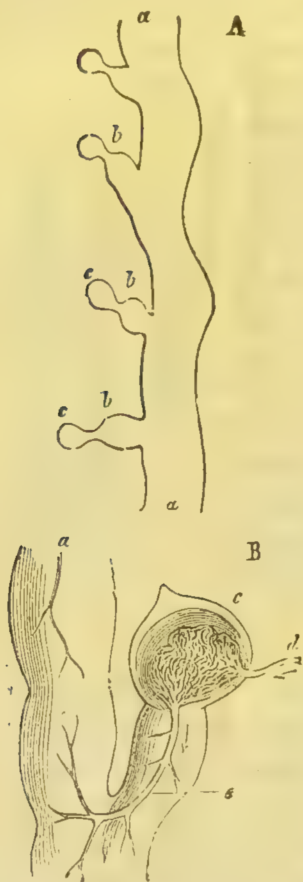


Fig. 633. — A. Portion du système rénal (mésonéphros de Myxine); B, une portion de A, plus grossie : *a*, canal du mésonéphros; *b*, canal segmentaire; *c*, glomérule; *d*, vaisseau afférent; *e*, vaisseau efférent (Muller).

Chez la *Lamproie*, le pronéphros existe chez la larve mais il disparaît à peu près complètement plus tard; il n'en reste que quelques entonnoirs ciliés limités aux deux ou trois premiers myotomes. Le rein de l'Ammocète est constitué par le mésonéphros, formé de tubes entortillés, terminés à leur extrémité aveugle par un glomérule de Malpighi. Ils débouchent dans le canal de Wolff, qui s'étend bien loin en avant de ceux-ci et se termine en cul-de-sac. L'ensemble forme de chaque côté un ruban, assez large en arrière où les tubes urinaires sont développés, mais très étroit en avant, dans la région correspondant au pronéphros et aux tubes antérieurs du mésonéphros entrés en régression. Le canal de Wolff y existe seul. Les deux uretères (canaux de Wolff) s'ouvrent dans le cloaque par un orifice commun.

Le mésonéphros de l'*Ammocète* disparaît entièrement chez l'adulte, et est remplacé par des tubes qui se développent en arrière.

Reins des Téléostéens. — Les Téléostéens peuvent conserver toute la vie un pronéphros et un mésonéphros qui concourent l'un et l'autre à la dépuration urinaire et se déversent tous les deux dans le canal de Wolff.

Dans quelques cas, le pronéphros existe seul, et le mésonéphros ne se développe pas. Plus souvent, le pronéphros entre

en régression et le mésonéphros forme seul le rein définitif.

Les reins (fig. 634) sont toujours attachés à la surface dorsale de la cavité générale, contre la colonne vertébrale; leurs dimensions sont très variables, ils peuvent être asymétriques ou confluer ensemble en certains points sur la ligne médiane. Les deux uretères, plongés dans la masse du rein dans la partie antérieure, émergent à sa face ventrale, en arrière (*cu*). Avant de s'ouvrir au dehors, ils se fusionnent en un seul canal, l'*urèthre* (*ru*), qui porte parfois latéralement un réservoir auquel on donne le nom de *vessie*. Mais ces organes semblent au point de vue morphologique fort différents de ceux qui portent le même nom chez les Amniotes. Ce sont de simples parties différenciées des conduits urinaires, tandis que chez les Amniotes, elles constituent des parties autonomes, développées aux dépens de l'ouraque.

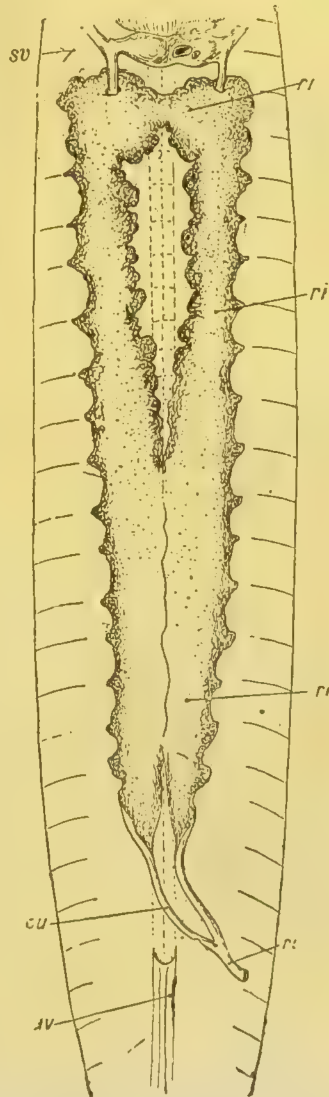


Fig. 634. — Appareil urinaire de la Perche : *ri*, reins ; *cu*, canal de Wolff ; *ru*, uretère commun ; *av*, canal vertébral ; *sv*, sinus veineux (Girod).

L'orifice urinaire est en général en arrière de l'orifice génital ; parfois cependant il existe un orifice uro-génital commun, situé en arrière de l'anus.

Il n'existe pas chez les Téléostéens de canal de Müller.

Reins des Ganoïdes. — Au contraire chez les Ganoïdes, ce dernier canal fait son apparition ; ce fait mis à part, les reins présentent dans ce groupe une grande analogie avec ceux des Téléostéens ; ils se divisent en deux parties : la partie antérieure, représentant le pronéphros, cesse bientôt de fonctionner et se transforme en tissu adénoïde ; la portion postérieure, le mésonéphros, est le rein véritable ; mais les entonnoirs péritonéaux, présents dans l'embryon, disparaissent plus tard.

Reins des Sélaciens. — Le pronéphros ne se forme pas chez les Sélaciens. Il n'est représenté, suivant Balfour, que par l'orifice terminal du canal de Wolff dans la cavité cœlomique. Les reins

se constituent donc aux dépens du mésonéphros et forment deux longues bandes plates, attachées à la colonne vertébrale. La portion antérieure est étroite, la postérieure beaucoup plus volumineuse. Cette forme correspond à un fait déjà énoncé dans les considérations embryogéniques qui précèdent.

Les tubes segmentaires primitifs se divisent en effet en deux groupes (fig. 631) : les tubes antérieurs se mettent, chez le mâle, en connexion avec le testicule et lui servent de conduit déférent; dans les deux sexes, ils débouchent d'ailleurs dans le canal de Wolff, en gardant leurs connexions primitives. Au contraire, les tubes postérieurs (*st*) modifient notablement leurs connexions : ils s'allongent, et finissent par s'ouvrir à peu près au même niveau à l'extrémité du canal de Wolff. Dans d'autres espèces, il se constitue de chaque côté un canal unique où arrivent les tubes postérieurs, et qui débouche à l'extrémité du canal de Wolff. Suivant Balfour, ce serait là la première indication du métanéphros des Amniotes, mais dont l'origine, chez ces derniers, se serait notablement modifiée.

Quelques-uns des orifices péritonéaux s'oblitèrent chez le *Scyllium;* dans d'autres cas, c'est la totalité (Balfour).

L'important à signaler ici, outre la division du rein, est le fait que le canal de Wolff sert à la fois d'uretère et de canal déférent. A ses dépens s'est constitué un canal de Müller, qui sert d'oviducte chez la femelle, mais se réduit chez le mâle à un simple vestige qui reste attaché au foie (*md*).

Les deux uretères se réunissent toujours avant leur terminaison, et débouchent derrière l'anus par un orifice commun.

B. **Batraciens**. — L'étude de l'appareil urinaire des Batraciens est particulièrement intéressante, par les gradations remarquables que nous montrent les divers groupes.

Le cas le plus simple est celui des Gymnophiones (fig. 635, *R*), où l'appareil est constitué par une longue série de tubes distincts, très contournés, et débouchant dans le canal de Wolff (fig. 635 B). Chacun d'eux présente un entonnoir (*n*) et un glomérule de Malpighi (*gl*). Il y en a d'abord un par segment, mais leur nombre augmente bientôt, jusqu'à 20; il atteint près de 1000 dans toute l'étendue du rein. L'ensemble forme deux longs rubans très étroits, attachés à la colonne vertébrale. Le canal de Müller (A et B, *m*) existe dans les deux sexes.

L'appareil urinaire des Urodèles est constitué comme celui de tous les Batraciens par le mésonéphros; le pronéphros, qui n'est formé d'ailleurs que de deux ou trois entonnoirs, s'atrophie assez rapidement.

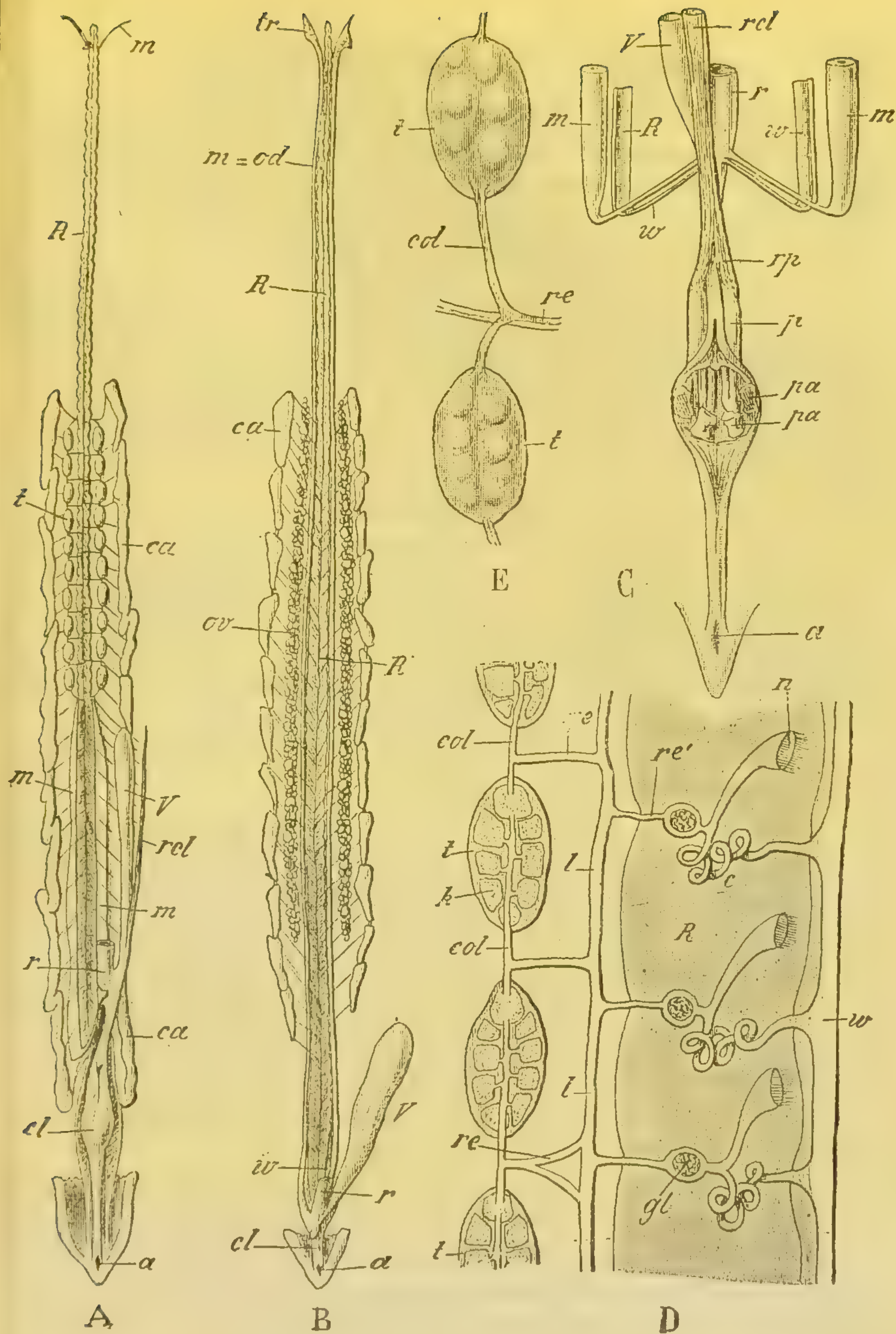


Fig. 635. — Appareil génito-urinaire des Gymnophiones : A, appareil mâle d'*Epicrium glutinosum;* B, appareil femelle du même ; *C*, portion postérieure de l'appareil uro-génital du mâle ; D, portion grossie schématisée de l'appareil mâle ; E, une petite partie du testicule.

R, reins ; *c*, canaux segmentaires ; *n*, néphrostomes ; *gl*, glomérules ; *w*, canal de Wolff = uretère ; *V*, vessie ; *ov*, ovaire ; *m*, canal de Müller ; *od*, oviducte ; *t*, testicule ; *k*, capsules spermatiques ; *col*, canal collecteur ; *re*, rameaux efférents ; *l*, canal latéral ; *re*, anastomoses du système efférent du testicule avec le système urinaire ; *ca*, corps adipeux ; *r*, rectum ; *cl*, cloaque ; *rel*, muscle releveur du cloaque ; *a*, anus ; *pa*, papilles dorsales paires du cloaque ; *pa'*, papille dorsale impaire sectionnée ; *p*, poches postérieures du cloaque ; *mp*, muscles rétracteurs de ces poches (Spengel).

Les tubes du mésonéphros sont disposés avec une métamérisation assez régulière, bien qu'il y en ait toujours plus que de myotomes, environ de 2 à 4 par segment. Ils se terminent toute la vie par un entonnoir péritonéal ouvert dans la cavité générale. L'ensemble (fig. 636) constitue deux grandes masses, qui se divisent nettement en deux parties, dont la disposition est exactement calquée sur ce que nous avons décrit chez les Sélaciens.

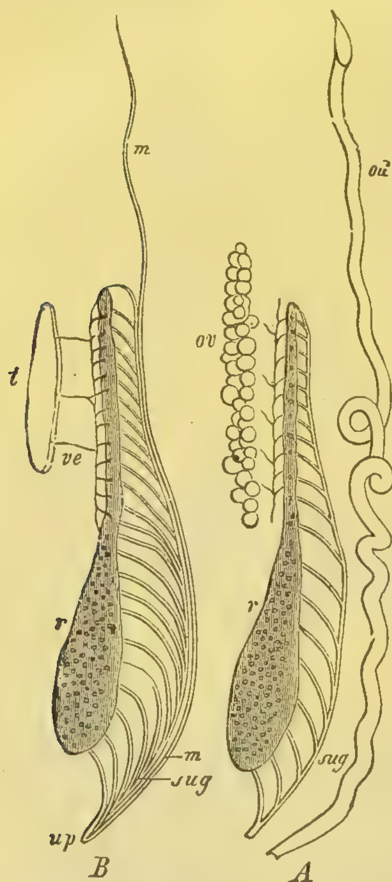


Fig. 636. — Schéma du système uro-génital du *Triton tæniatus*. A, appareil femelle; B, appareil mâle : *t*, testicule; *ov*, ovaire; *r*, rein; *m*, canal de Müller = *od*, oviducte; *ve*, réseau efférent du testicule; *sug*, canal de Wolff; *up*, papille uro-génitale (Spengel).

Les tubes antérieurs, tout en gardant leur néphrostome et leur corpuscule de Malpighi, se mettent chez le mâle (B) en rapport avec le testicule, et servent de conduits au sperme. Un rudiment de cette disposition existe chez la femelle (A), mais les connexions avec l'ovaire sont tout à fait rudimentaires et la fonction des tubes antérieurs reste purement urinaire.

Les tubes postérieurs se modifient dans les deux sexes, de la même façon que nous l'avons vu faire chez les Sélaciens. Leur ensemble constitue le *rein pelvien* (*Beckenniere* de Spengel) (*r*), par opposition au *rein génital* (*Geschlechtsniere*) qui est la partie antérieure. Les uretères débouchent séparément dans le cloaque.

La disposition change notablement chez les Anoures (fig. 641 et 644).

Chaque rein constitue une masse homogène, où se voient une multitude de canalicules, disposés sans aucune métamérisation. Ces canalicules sont fermés à leur extrémité interne et y constituent une capsule de Bowman, entourant un glomérule de Malpighi (fig. 641 A). Ces glomérules sont accumulés à la surface ventrale du rein; les canalicules convergent au contraire à l'extrémité antérieure de la face dorsale, où ils arrivent dans l'uretère, ou canal de Wolff. Les canaux déférents du testicule vont bien se mêler aux canalicules de la partie

antérieure (fig. 641); mais il n'y a plus possibilité de distinguer une portion génitale et une portion rénale.

Nous venons de dire que les canalicules urinaires sont aveugles. Cependant, sur la face ventrale du rein, s'ouvrent une multitude de néphrostomes, qui se continuent par de petits canalicules pénétrant dans la masse du rein. Ces néphrostomes étaient primitivement en continuité avec les canalicules urinaires ; mais, dans la suite du développement, ils perdent cette communication et se mettent en rapport avec les veinules du système porte rénal qui courent sur les canalicules (Nussbaum).

Dans ces conditions, les Anoures se rapprochent des Amniotes. Leur cœlome n'est plus en communication avec l'extérieur ; c'est une cavité lymphatique, que les néphrostomes mettent en rapport avec le système vasculaire (Wiedersheim).

La vessie des Batraciens n'est jamais en communication directe avec les uretères ; c'est une dilatation des parois du cloaque et, à ce titre, elle est comparable à la vessie des Amniotes.

C. **Amniotes.** — La disposition de l'appareil urinaire chez les Amniotes est beaucoup plus simple que dans les groupes précédents. Le pronéphros et le mésonéphros disparaissent chez l'adulte; les canaux de Wolff et de Müller persistent seuls, mais en s'adaptant exclusivement à l'appareil génital.

Le rein définitif des Amniotes est le métanéphros, formé aux dépens d'un bourgeon, émané lui-même de l'extrémité postérieure du canal de Wolff.

Les reins, considérés en eux-mêmes, sont des organes courts et massifs, n'atteignant jamais les dimensions du mésonéphros des Amniotes. Ils sont encore attachés à la paroi dorsale de la cavité abdominale, très en arrière chez les Reptiles et les Oiseaux, plus en avant chez les Mammifères. Ils sont en général symétriques, sauf chez les Serpents, où le rein droit, plus volumineux, est placé en avant du rein gauche. De même ils sont, généralement, d'égale grosseur, mais il existe de nombreuses exceptions à cette règle. Enfin, ils peuvent confluer sur la ligne médiane (Héron, Pingouin). Des sillons plus ou moins profonds les divisent très fréquemment en lobes plus ou moins nombreux.

Il est difficile de rien dire de général sur la forme des reins. Chez les Mammifères, toutefois, ils ont la forme typique d'un haricot. Lisses chez les Primates, les Chéiroptères, beaucoup de Ruminants, ils sont mamelonnés chez beaucoup de Carnivores et chez l'Éléphant. Enfin chez les Cétacés et les Pinnipèdes, ils ont l'aspect de grappes de raisin.

Leur structure est extrêmement simple chez les Oiseaux et les Reptiles. Ils sont constitués par des canalicules, terminés d'une part par des capsules de Bowman entourant des corpuscules de Malpighi, et aboutissant de l'autre à l'uretère. Chez les Mam-

mifères, la disposition est plus compliquée : les canalicules aboutissent en effet dans un réservoir, le *bassinet*, qui se continue lui-même par l'uretère.

Les deux uretères, dans les deux premiers groupes, viennent déboucher séparément dans le cloaque. Dans quelques cas (Sauriens, Chéloniens), une vessie se développe aux dépens de l'ouraque, au point où celle-ci aboutit au cloaque et sert de réservoir à l'urine, sans être en communication directe avec les uretères.

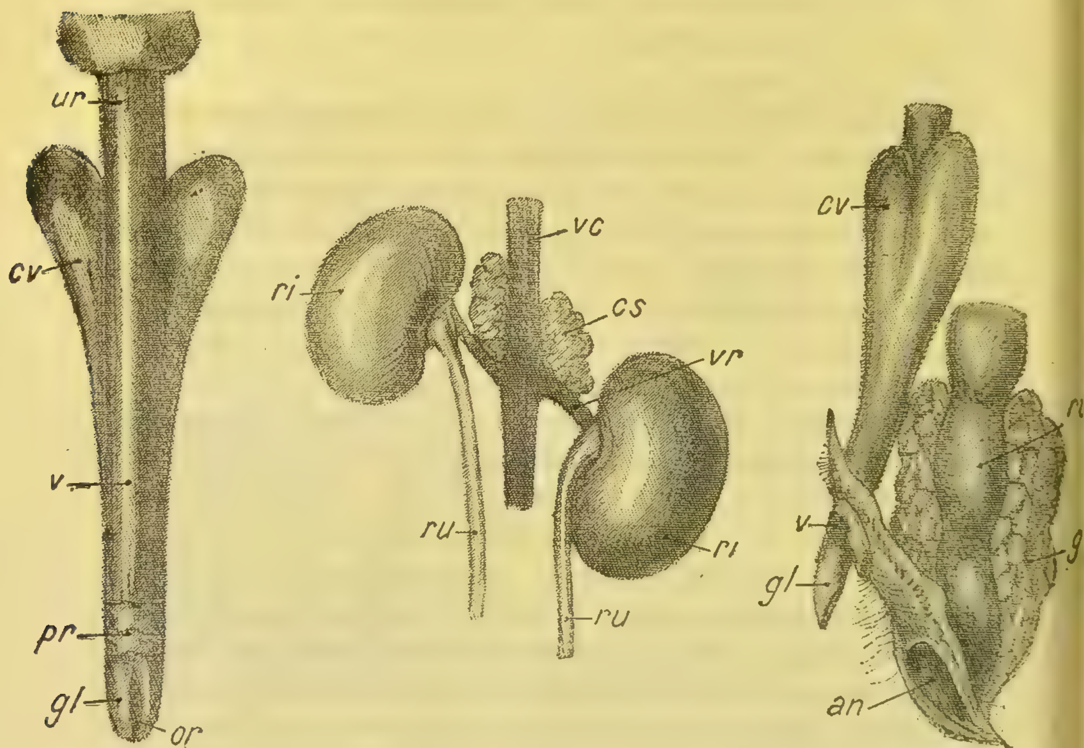


Fig. 637. — Appareil urinaire du Lapin : *ri*, reins ; *ru*, uretères ; *ur*, canal uro-génital ; *or*, orifice génito-urinaire ; *v*, verge ; *pr*, prépuce ; *cv*, corps caverneux ; *gl*, gland ; *rt*, rectum ; *an*, anus ; *ga*, glandes anales ; *cs*, corps surrénaux ; *vc*, veine cave inférieure ; *vr*, veines rénales (Girod).

Mais la vessie manque chez les Ophidiens, les Crocodiliens et les Oiseaux.

Chez les Monotrèmes, la disposition est semblable à celle des Sauriens, ou, si on veut, à celle des Batraciens.

Chez tous les autres Mammifères, les rapports sont très modifiés (fig. 637). Les orifices génito-urinaires sont séparés de l'anus par une forte cloison musculaire, le périnée ; la dilatation vésicale, se continuant plus bas que dans les types précédents, les uretères s'ouvrent directement dans la vessie. Chez la femelle, ce réservoir se continue par un canal étroit, l'*urèthre*, et va déboucher au dehors, en avant de l'orifice génital. Chez le mâle, au con-

traire, le canal déférent des testicules arrive à l'orifice même de la vessie; il en résulte que le canal qui la continue n'est pas, à proprement parler, l'urèthre, comme on le dit généralement, mais le *sinus uro-génital*. Sa structure est d'ailleurs fort différente de celle de la vessie.

§ 3. — *Organes génitaux.*

Les organes génitaux des Vertébrés présentent à considérer :

1° Les glandes génitales;

2° Les conduits génitaux;

3° Les organes copulateurs, ou organes génitaux externes.

DÉVELOPPEMENT DES GLANDES GÉNITALES. — Les glandes génitales prennent naissance, dans les deux sexes, aux dépens de l'épithélium péritonéal, lui-même d'origine mésodermique. Elles forment dès l'abord deux bandes allongées, situées sur la paroi dorsale du cœlome, de part et d'autre du mésentère. L'épithélium s'y est notablement élevé; c'est un épithélium cylindrique, auquel on donne le nom d'*épithélium germinatif* (fig. 630 B, *O*). Il se développe en donnant des involutions qui pénètrent dans le tissu conjonctif sous-jacent; l'organe génital est ainsi constitué, et se présente comme formé d'un stroma conjonctif (*1*), soutenant des cordons cellulaires d'origine épithéliale (endothéliale).

Le reste du revêtement péritonéal se modifie bientôt, ses cellules devenant plates, comme celles des endothéliums. L'épithélium germinatif reste au contraire cylindrique: de plus certaines de ses cellules se différencient des voisines : ce sont les *cellules germinatives* ou *cellules sexuelles primitives*. Ces cellules sont d'abord semblables dans les deux sexes, et il est impossible de distinguer celles qui donnent les éléments mâles, et celles qui donnent les éléments femelles. Quoi qu'il en soit, chez les divers individus, ces cellules évoluent au moment de la maturité sexuelle.

Chez les femelles, les cellules germinatives deviennent les ovules (fig. 638); les cellules voisines se disposent autour d'elles. Quelques-unes sont assimilées par l'ovule, et servent à former le vitellus, destiné à fournir au premier développement de l'embryon. Les autres lui forment un revêtement protecteur, le *follicule* (fig. 638, *3*).

Le follicule est particulièrement compliqué chez les Mammifères, où il se délamine en deux couches : la couche externe forme une vésicule sphérique, la *vésicule de Graaf* (*9*); la couche interne se dispose autour de l'ovule, c'est le *disque proligère* (*11*); il est attaché à l'un des côtés de la vésicule de Graaf; sur tous les autres

points, les deux couches sont séparées par une cavité remplie de liquide (fig. 636, 7). Lorsque l'ovule est mûr, la vésicule de Graaf s'ouvre par une fente, et l'ovule, entouré du disque proligère, tombe dans la cavité péritonéale ; le reste de la vésicule subit, par dégénérescence graisseuse, une modification, qui le transforme en ce que l'on appelle un *corps jaune* (*13*).

La transformation des cellules germinatives en spermatozoïdes

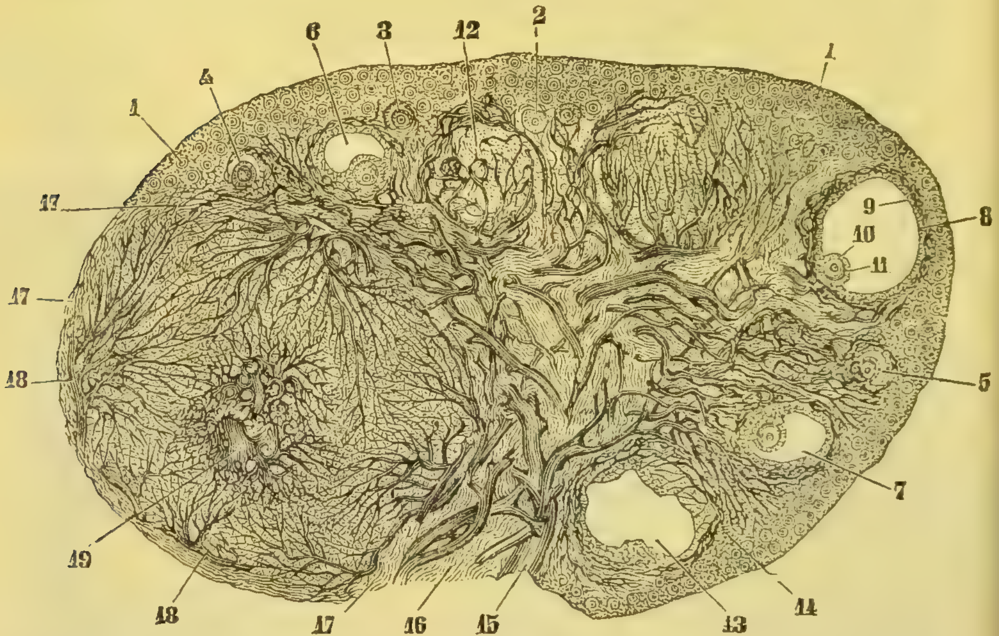


Fig. 638. — Coupe d'un ovaire : 1, ovules de la zone corticale ; 2, ovules plus développés ; 3, vésicules entourées de la membrane granuleuse ; 4-8, ovules avec leur follicule à des degrés divers de développement ; 9, membrane de la vésicule de Graaf ; 10, ovule ; 11, disque proligère ; 12, follicule qui n'a point été ouvert, entouré par un réseau vasculaire ; 13, follicule dont le contenu s'est échappé en partie ; 14, stroma de la zone corticale ; 15, vaisseaux pénétrant par le hile de la glande ; 16, stroma du hile ; 17, membrane externe d'un corps jaune ; 18, artères du corps jaune ; 19, sa veine centrale (Schroen).

est beaucoup plus complexe et encore obscure malgré le nombre considérable des travaux qui s'y rapportent. Toujours est-il que, par division nucléaire répétée, chaque cellule donne naissance à un amas considérable de spermatozoïdes, qui restent longtemps accolés en faisceaux, mais finissent par se diluer au sein du liquide formé par la dégénérescence des cellules voisines.

D'une façon très générale, les sexes sont séparés chez les Vertébrés.

Trois exceptions sont à signaler : les *Myxines*, où l'individu

est successivement mâle et femelle, les *Serranidés* et les *Sparidés* (*Sargus*, *Chrysophrys*, etc.), où un testicule se trouve logé dans les parois de l'ovaire.

Un hermaphrodisme occasionnel se rencontre dans le *Hareng*, le *Maquereau*, les *Cyprinoïdes*, et peut-être, comme nous le verrons, chez les *Crapauds*.

HERMAPHRODISME PROTANDRIQUE DES MYXINES. — Le premier type que nous ayons à examiner, celui des Myxines, est précisément une des exceptions que nous venons de signaler :

C'est un *hermaphrodite protandrique*. Les individus qui n'ont pas atteint 32 ou 33 centimètres sont des mâles; passé cette taille, ce sont des femelles.

La glande génitale, considérée dans son ensemble, est un long ruban impair, symétrique, placé sur le côté droit, du foie à l'anus. Elle est attachée à un repli du mésentère, le *mesorchium* ou le *mesovarium*. On peut y distinguer une portion antérieure et une portion postérieure, cette dernière ayant en général les deux tiers de la longueur totale.

Dans les petits individus (jeunes), la partie postérieure est très volumineuse, de couleur blanchâtre, et renferme un grand nombre de spermatozoïdes dont beaucoup sont mûrs; la partie antérieure est au contraire inactive; on y reconnaît des ovules non mûrs. Nous avons donc des hermaphrodites, à ovaire mal développé et à testicule mûr, fonctionnant par suite comme mâles. Quand ils sont plus âgés, les choses changent : la partie postérieure devient inactive, l'antérieure au contraire se développe énormément, et porte des œufs grands et bien développés. On a donc affaire alors à de vraies femelles. On rencontre en outre des individus montrant toutes les transitions entre les deux extrêmes.

De nombreuses irrégularités existent d'ailleurs suivant les individus. Il est probable que la Myxine représente, à ce point de vue comme à tant d'autres, des caractères ancestraux : elle est dans un stade de transition, cherchant, sans l'avoir encore trouvé, le mode de reproduction qui lui est le plus utile dans la lutte pour l'existence (Nansen) (1).

ORGANES GÉNITAUX DES LAMPROIES. — Chez les Lamproies, les sexes sont tout à fait séparés; mais les deux glandes sont tellement semblables, qu'on ne peut distinguer mâles et femelles que par un examen microscopique, sauf au moment du frai.

La glande génitale est encore un ruban impair, attaché à la

(1) *Bull. sc. Nord*, t. XX, 1889.

face inférieure de l'aorte ; ses produits, par déhiscence, s'échappent dans le cœlome, et de là au dehors par un *pore abdominal* impair, situé en arrière de l'anus.

Organes génitaux des Téléostéens. — Comme chez le plus grand nombre des Poissons, les glandes génitales sont paires chez presque tous les Téléostéens. Chez les *Galaxiidés*, les *Mormyridés* et les *Anguillidés*, ovaires et testicules sont attachés au mésentère et leurs produits s'échappent par déhiscence dans la cavité abdominale. De là ils sont évacués au dehors par deux pores abdominaux, situés latéralement derrière l'anus. Il en est de même pour les Salmonidés femelles.

Dans tous les autres cas, les glandes génitales, primitivement massives, se creusent d'une cavité centrale, où se déversent les produits génitaux (1). Cette glande sacciforme (fig. 639, *ov*, *t*) se prolonge en arrière, par un tube (*vg*, *cdf*), qui vient directement s'ouvrir au dehors, derrière l'anus. Il n'y a pas alors de pores abdominaux. Peut-être y a-t-il eu simplement fusion entre ceux-ci et les parois des sacs génitaux (2). L'important à noter est que l'oviducte et le canal déférent sont des dépendances de glandes sexuelles, et ne sont en aucune façon les homologues des conduits que nous allons rencontrer dans les types plus élevés.

Les canaux vecteurs affectent des rapports très variables entre eux, avec le rectum et avec la vessie natatoire. Fréquemment, surtout chez les mâles, ils s'unissent, et débouchent par un orifice commun (fig. 633 A).

Chez le *Rhodeus amarus*, l'oviducte se prolonge en un long tube, destiné à déposer les œufs.

Quelques espèces sont vivipares (*Embiotocidés*, *Cyprinodontidés*, *Zoarces*, *Sebastes*). L'oviducte se renfle alors à son extrémité en un utérus. Généralement les œufs sont déposés et abandonnés ; parfois cependant, ils subissent une incubation, attachés à la face ventrale de la femelle (*Aspredo batrachus*), dans la bouche du mâle (*Chromis pater familias*), ou enfin dans des poches incubatrices (*Syngnathidés mâles* [replis de la paroi abdominale], *Solénostome* femelle [coalescence des nageoires abdominales]).

Plan général de l'appareil génital chez les autres Vertébrés. — A partir des Sélaciens, le plan général de la disposition des organes génitaux et de leurs conduits efférents dans les divers

(1) Cela s'applique surtout à l'ovaire ; le testicule n'a réellement une semblable forme que chez le *Syngnathus acus ;* ailleurs il est constitué par de véritables tubes séminaux.

(2) La question de la nature morphologique de ces oviductes n'est pas encore résolue, malgré le travail de Mac Leod (A. B., t. II, 1881).

types, devient identique et présente une constance remarquable.

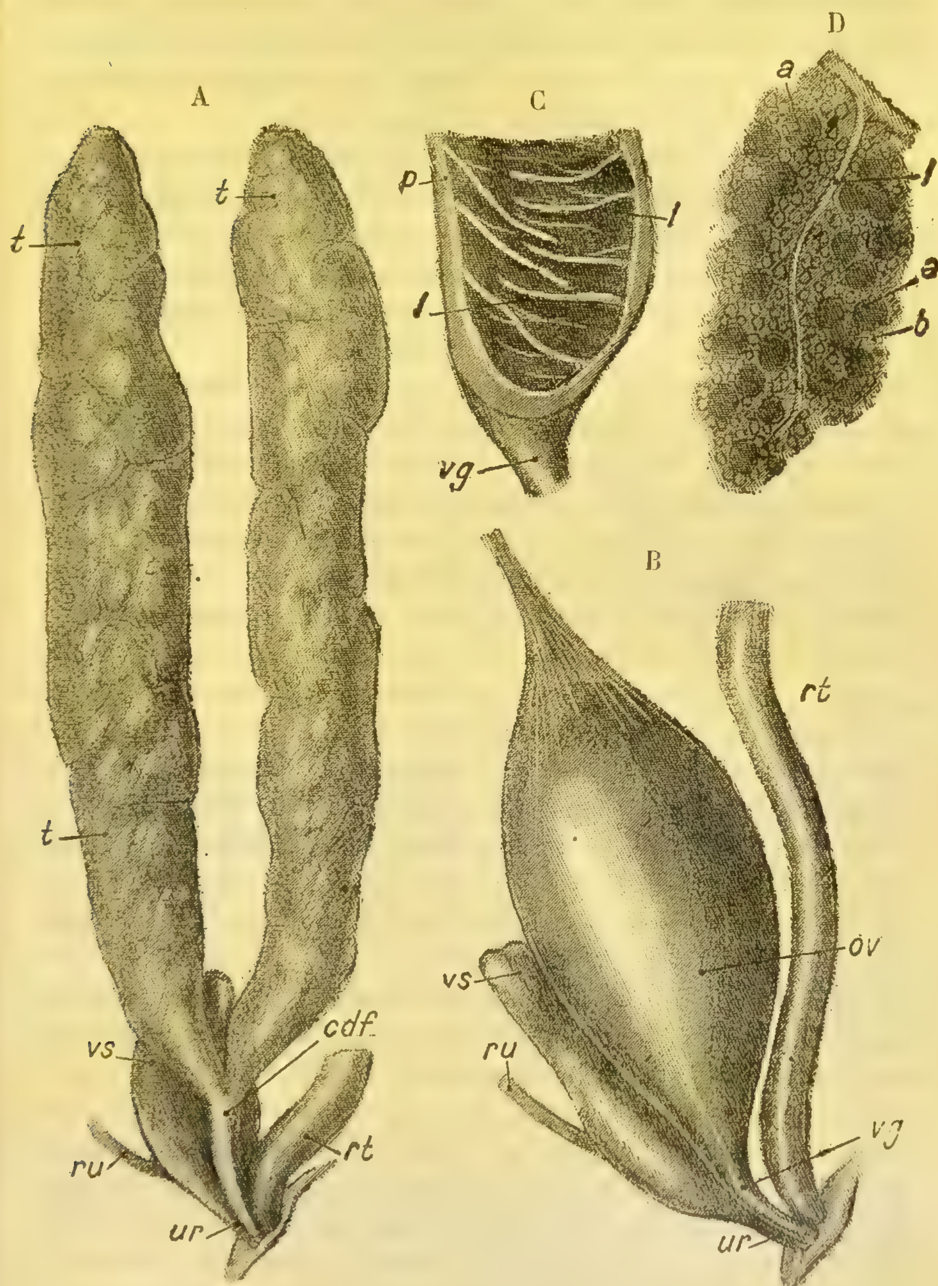


Fig. 639. — Organes génitaux de la Perche. A, appareil mâle : *t*, testicule; *cdf*, canal déférent; *vs*, vessie urinaire; *rt*, rectum; *ru*, uretère; *ur*, urèthre. — B, appareil femelle : *ov*, ovaire unique; *vg*, oviducte. — C, coupe de l'ovaire : *l*, lamelles intérieures; *p*, paroi externe. — D, une lamelle plus grossie, montrant, en *a*, les œufs, complètement développés; en *b*, les œufs plus petits en voie de développement (Girod).

Chez les mâles (fig. 640 A), les testicules, toujours pairs, entrent en relation avec les canaux antérieurs du mésonéphros,

et le *canal de Wolff* (*W*), uretère primitif, devient chargé du rôle de *spermiducte*, qu'il cumule avec sa fonction primitive d'uretère (SÉLACIENS, CHONDROGANOÏDES, BATRACIENS), ou auquel il se consacre exclusivement (AMNIOTES).

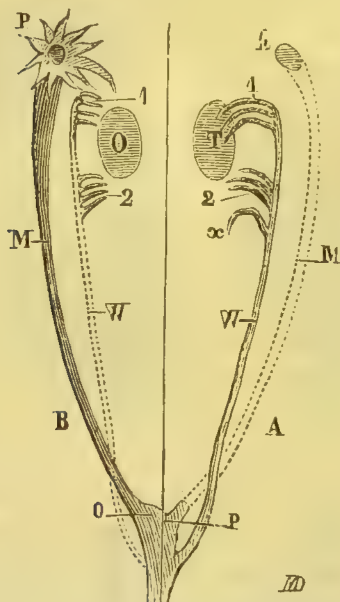


Fig. 640. — Schéma de l'homologie des conduits génitaux internes du mâle (A, côté droit) et de la femelle (B, côté gauche) : *O*, ovaire; *T*, testicule ; *W*, canal de Wolff ; chez la femelle il s'atrophie, chez le mâle il forme le canal déférent. La partie génitale (*1*) du corps de Wolff est représentée chez le mâle par l'épididyme, chez la femelle par l'*époophore* (*corps de Rosenmüller*). La partie urinaire du corps de Wolff (*2*) forme chez le mâle le *paradidyme* (*corps de Giraldès*) et chez la femelle le *paroophore* (ou *parovaire*); elle forme de plus chez le mâle les *vasa aberrantia* (*x*). — *M*, canal de Müller : il disparaît chez le mâle. Son extrémité libre, qui forme chez la femelle le pavillon (*P*), forme chez le mâle l'*hydatide de Morgagni* (*h*) ; son extrémité inférieure forme chez la femelle l'utérus (*O*) et chez le mâle l'utricule prostatique (*P*).

Chez les femelles (fig. 640 B), les œufs tombent toujours dans la cavité péritonéale, et sont expulsés au dehors par les *canaux de Müller* (*M*), qui sont des *oviductes*.

Les pores abdominaux ne jouent plus dans toute cette série le rôle important qu'ils avaient chez les Cyclostomes. Ils persistent cependant en général chez les POISSONS, mais sans grande constance.

Dans un seul et même genre, certaines espèces peuvent en être dépourvues, d'autres en posséder ; les divers individus d'une espèce peuvent même à cet égard être différents. Les pores manquent entièrement chez les *Notidanidés*, les *Cestracionidés*, les *Rhinidés*, l'*Amia*, etc. Chez les Amniotes, on ne les rencontre que chez les *Chéloniens* et les *Crocodiliens* (?).

A. **Appareil mâle.** — Nous étudierons d'abord les organes mâles dans la série indiquée plus haut, pour nous occuper ensuite de l'appareil femelle.

APPAREIL MALE DES SÉLACIENS. — Les testicules des SÉLACIENS, en forme de grappes de raisin, sont constitués par un grand nombre de capsules, à l'intérieur desquelles se développent les spermatozoïdes. Chacune se continue par un fin canal, qui arrive dans un conduit collecteur commun, placé sur le côté du testicule (fig. 631 A, *nt*). De celui-ci par-

tent des canaux métamérisés, qui, après avoir traversé un canal anastomatique longitudinal (*lc*), aboutissent chacun à un tube segmentaire. Le sperme s'écoule ainsi dans le canal de Wolff.

Appareil male des Ganoïdes. — Chez les Ganoïdes, les testicules ont la forme de longs rubans, sur le bord extérieur desquels court un canal collecteur, clos à ses deux extrémités. De ce canal partent de petits conduits, qui pénètrent dans le rein et vont se mettre en rapport avec les canalicules urinaires. La disposition est donc semblable à celle des Sélaciens.

Appareil male des Dipneustes. — Pour les Dipneustes, l'appareil mâle est encore mal connu.

On ne sait si le sperme est expulsé par les pores abdominaux (réduits à un chez le *Ceratodus*), par les canaux de Müller, qui, ici comme chez les Ganoïdes, persistent chez le mâle, ou enfin par l'intermédiaire du mésonéphros, comme dans les types précédents.

Appareil male des Batraciens. — Parmi les Batraciens, ce sont les Gymnophiones qui présentent le type le plus simple ; chaque testicule est constitué par une série de corpuscules disposés en chapelet (fig. 635 A, *t*) ; chacun d'eux renferme un plus ou moins grand nombre de capsules spermatiques (D, *k*), dont le produit se déverse dans un canal collecteur (*col*), placé au centre du corpuscule et qui se prolonge dans tous les corpuscules, en les reliant l'un à l'autre. Sur chacune des portions libres du canal collecteur, dans l'intervalle de deux corpuscules, part un canal transversal (*re*), qui aboutit dans un second canal anastomotique longitudinal (*l*) parallèle au premier. De ce canal enfin partent de nouveaux conduits transversaux (*re'*) qui aboutissent chacun à une capsule de Bowman, entourant un glomérule de Malpighi (*gl*), et interposée sur le trajet d'un tube segmentaire.

La métamérisation est ici extrêmement nette ; toutes les parties du testicule semblent en effet partager la métamérisation du mésonéphros.

Le testicule des Urodèles (fig. 636 B, *t*) est tout d'une pièce et généralement fusiforme. La structure intime est la même : un ensemble de capsules spermatiques, dont les canalicules arrivent à un canal collecteur commun ; de celui partent enfin des canaux métamérisés, qui sortent du testicule et vont aboutir chacun à un tube du mésonéphros, soit directement, soit après avoir traversé, comme chez les Gymnophiones et les Sélaciens, un canal d'anastomose longitudinal (fig. 643 F, *l*).

Chez les Anoures (fig. 641 A-D, *t*), le testicule est rond ou ovale, placé vers le milieu de la cavité générale. Dans sa structure

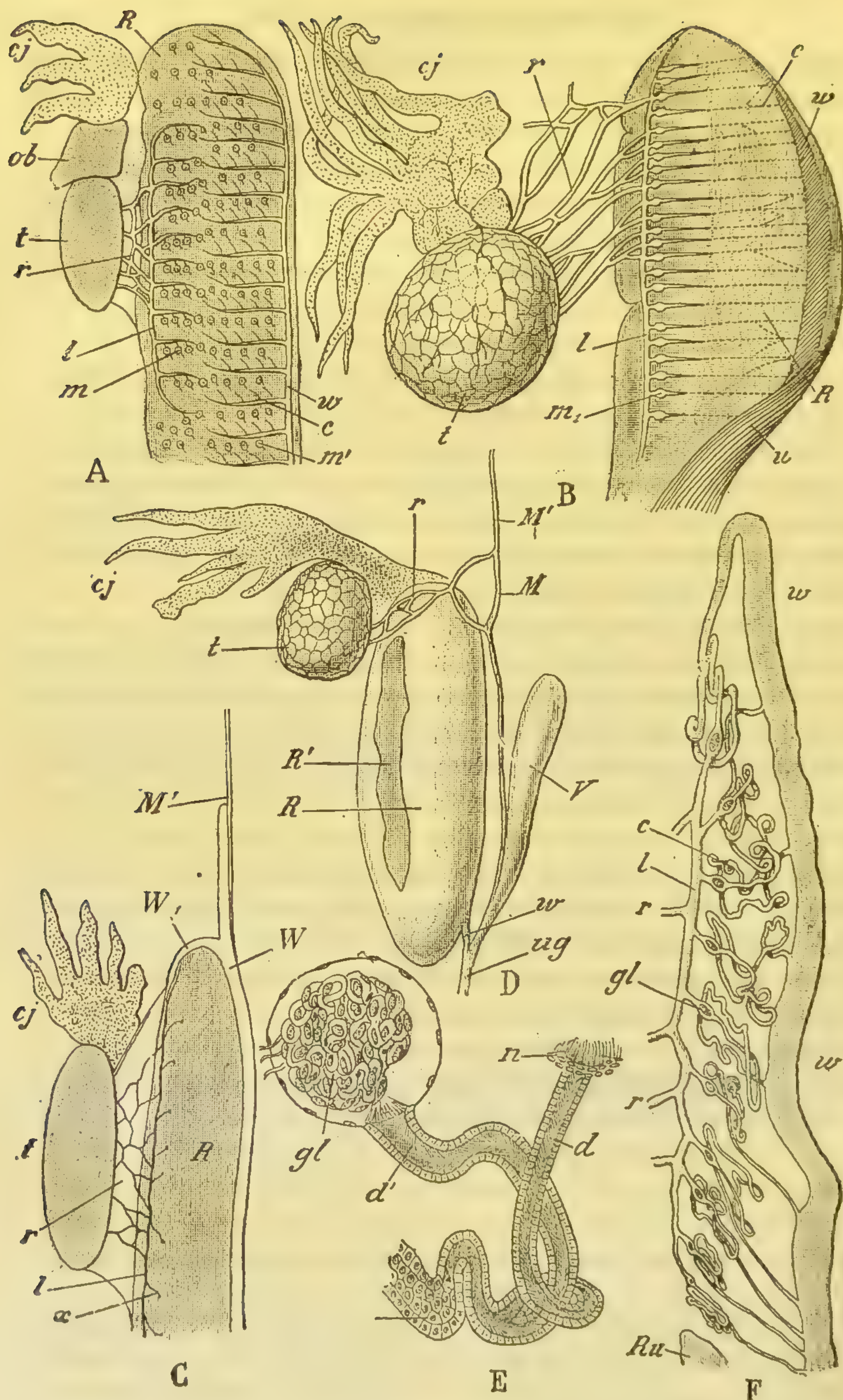


Fig. 641. — Organes génito-urinaires des Batraciens. A, testicule et partie antérieure du rein de *Bufo cinereus;* B, mêmes organes dans *Rana esculenta;* C, dans *Bombinato rigneus ;* D, dans *Alytes obstetricans : t*, testicule ; *ob*, organe de Bidder ; *cj*, corps jaune adipeux ; *r*, réseau testiculaire ; *l*, canal anastomotique longitudinal ; *m*, glomérules de Malpighi en relation

intime, se retrouvent généralement les capsules spermatiques des autres Batraciens. Mais les canalicules efférents ne se réunissent pas en un canal collecteur commun; ils forment un réseau compliqué de canaux internes, sans aucun réservoir. Parfois, les canaux occupent toute la masse du testicule, qui est alors constitué par une série de canaux accolés parallèlement et occupant toute sa largeur; leurs parois sont constituées par l'épithélium germinatif, dont les cellules se développeront en spermatogones.

Les connexions du testicule avec le rein sont particulièrement intéressantes; nous voyons en effet chez les Anoures, le système des canaux déférents devenir de plus en plus indépendant du système des canaux urinaires. Tous les stades sont représentés.

Chez le *Bufo* (fig. 641 A), nous retrouvons encore des restes du type Urodèle. Un réseau de canaux assez complexe (*r*), sans trace de métamérisation, va du testicule au rein. Là, ils aboutissent à un canal longitudinal (*l*) plongé dans le parenchyme rénal, d'où le sperme est conduit aux glomérules de Malpighi, et va par suite se mélanger à l'urine. Chez la *Rana* (fig. 641 B), le réseau déférent et le canal longitudinal sont disposés de même; mais de ce dernier partent des canalicules transversaux (*c*), qui traversent le rein dans toute sa largeur, sans affecter aucun rapport avec les corpuscules de Malpighi proprement dits. Toutefois chacun de ces canalicules présente à son origine une ampoule (m_1), qui est peut-être un corpuscule de Malpighi modifié. De l'autre côté du rein, les canalicules débouchent dans l'uretère (*w*) (canal de Wolff).

Chez le *Bombinator* (fig. 641 C), les canalicules transversaux entrent en régression, ils restent très courts et se terminent en cul-de-sac (*x*). Le canal longitudinal (*l*) se prolonge en avant, et débouche dans l'extrémité du canal de Wolff, qui a contourné le bord antérieur du rein, pour venir au-devant de lui.

Enfin chez l'*Alytes* (fig. 641 D), le réseau testiculaire, réduit à deux petits canaux, traverse la portion tout à fait antérieure du rein, mais sans s'y arrêter; il la dépasse et vient se terminer dans un canal (M), placé parallèlement au rein, en dehors de lui,

avec les canalicules séminaux; *m'*, autres glomérules; *c*, canalicules transversaux; m_1, dilatation ampullaire représentant sans doute un glomérule; *x*, canalicules atrophiés, terminés en cul-de-sac; R, rein; *W*, canal de Wolff; W_1, sa branche récurrente; *M*, *M'*, canal de Müller; V, vésicule séminale; *ug*, sinus uro-génital.

E, canalicule urinaire de *Proteus anguinus* : *n*, néphrostome; *gl*, glomérule; *d*, *d'*, *D*, les diverses parties du canalicule.

F, partie génitale du rein de *Triton tæniatus* : *r*, réseau testiculaire; *l* canal anastomotique longitudinal; *c*, canalicules spermato-urinaires; *gl*, glomérule; *Ru*, rein urinaire (Spengel).

et qui n'est autre que le canal de Müller. Celui-ci, qui d'ailleurs se prolonge en avant et se termine en pointe (*M'*), s'unit au canal de Wolff (*w*), peu de temps avant son orifice externe, et porte en ce point une vésicule allongée, qui fonctionne comme *vésicule séminale* (*v*). Ainsi donc, *exceptionnellement*, le canal de Müller fonctionne comme *spermiducte*. Dans les autres Anoures, il persiste mais à des états de régression très variables.

Au testicule des Anoures, — comme du reste à l'ovaire des femelles — est attachée une masse adipeuse (*cj*) colorée en jaune d'or, et munie de digitations très longues qui s'étendent dans tout le cœlome. C'est un tissu de réserve, destiné à assurer la nutrition de la glande pendant le sommeil hibernal.

Enfin, chez les Bufonidés (fig. 641, *ob*), existe dans les deux sexes, un organe rougeâtre, placé à l'extrémité antérieure de la glande génitale, entre celle-ci et le corps adipeux, l'*organe de Bidder*. Son rôle physiologique n'est pas encore parfaitement déterminé ; mais on y distingue des capsules dont certaines renferment des œufs incomplets, d'autres des amas de spermatozoïdes. Il semble donc que ce soit une glande hermaphrodite, ou tout au moins un organe rappelant l'état ancestral primitif d'indifférence sexuelle.

Appareil male des Amniotes : Sauropsidés. — Chez les Amniotes, comme nous le savons déjà, le mésonéphros a perdu sa fonction urinaire, et ne sert plus exclusivement qu'à l'évacuation du sperme. L'appareil urinaire, le métanéphros, n'a plus par contre aucun rapport avec l'appareil génital.

La disposition est partout la même, la forme seule des organes subit des variations.

Chez les Sauropsidés (Reptiles, Oiseaux), les testicules (fig. 642) sont placés dans la cavité abdominale ; leur forme, variant d'ailleurs avec la saison, à cause de l'état de maturité du sperme, est généralement celle d'un ovoïde ; ils sont constitués par un nombre considérable de canaux, longs et contournés, qui forment toute leur masse, et dont les parois sont revêtues par les cellules spermatiques.

Les canalicules efférents forment à leur sortie un réseau compliqué et anastomosé, correspondant au réseau testiculaire des Batraciens. Ils sont réunis par une trame conjonctive, et leur ensemble forme ainsi un corps plus ou moins compact, attaché au testicule ou uni à ce dernier par un petit nombre de canaux, l'*épididyme*. Le canal déférent (*vd*) qui lui fait suite représente le canal de Wolff, et reçoit sur son trajet des canaux terminés en cul-de-sac, qui représentent des tubes segmentaires du mésonéphros atrophiés.

Les deux conduits débouchent séparément dans le cloaque, soit sur deux papilles spéciales (Oiseaux), soit par des orifices communs avec ceux des uretères du même côté (*p. ug*) (Sauriens, Ophidiens).

Appareil male des Mammifères. — Le fait le plus caractéristique qui soit à mentionner dans l'étude des testicules des Mammifères,

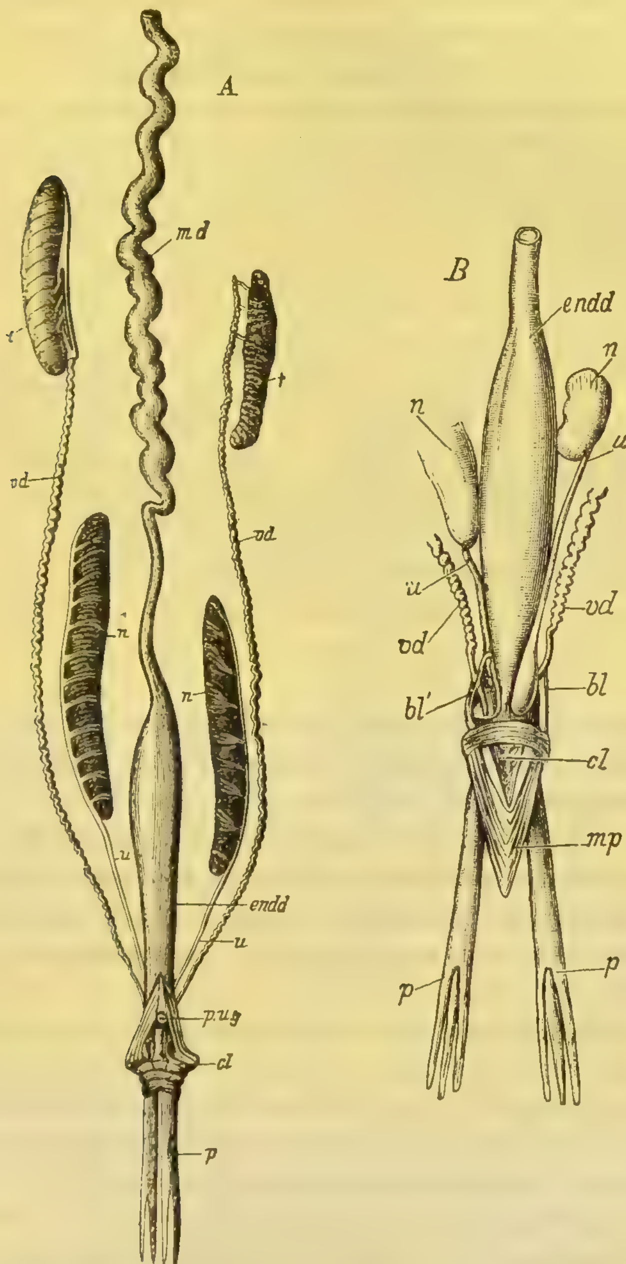


Fig. 642. — Organes mâles de *Tropidonotus natrix* Boie : *cl*, cloaque; *endd*, rectum; *md*, intestin moyen; *r*, rein; *p*, pénis; *pug*, papille uro-génitale; *t*, testicule; *u*, uretère; *vd*, canal, déférent. — B, partie inférieure des mêmes : *bl*, petite vessie, commune à l'uretère et au canal déférent; *bl'*, la vessie ouverte; *mp*, muscles du pénis.

c'est le déplacement considérable qu'ils subissent chez la plupart d'entre eux, dans la suite du développement.

La première apparition des glandes sexuelles mâles se fait, comme dans les autres types, au niveau du pronéphros, dans la partie postérieure de la cavité abdominale. Mais ce n'est que dans des cas assez rares qu'elles gardent cette position primitive (Monotrèmes ; quelques Édentés : *Bradypus*, *Myrmecophaga*, *Dasypus*; Cétacés; Proboscidiens). Elles sont enveloppées par une membrane dépendant du péritoine, la *tunique albuginée;* elle se relie au reste du péritoine par un repli disposé comme le mésentère, le *mesorchium*.

Dans le plus grand nombre des Mammifères, cette position des testicules se modifie, et ils ne tardent pas à atteindre l'extrémité postérieure de la cavité abdominale ; ce phénomène, connu sous le nom de descente embryonnaire du testicule, n'est pas dû à un déplacement réel, à une descente du testicule, mais bien à un développement inégal des diverses parties. C'est la disposition que présentent les *Chameaux*, les *Lamas*, la plupart des Rongeurs (*Castor*, *Myopotamus*) et beaucoup de Carnivores (*Viverra*, *Lutra*, *Phoca*). Ailleurs, le processus ne s'arrête pas là. Une perforation, l'anneau inguinal, se produit dans la paroi abdominale, et par cet orifice fait saillie un diverticule du péritoine, qui va former entre la paroi abdominale et le tégument une poche, le *diverticule vaginal*. La portion rétrécie qui traverse l'anneau inguinal et fait communiquer le diverticule vaginal avec la cavité péritonéale est le *canal vaginal*.

Deux cas peuvent alors se présenter : dans le premier, réalisé chez les Marsupiaux, beaucoup de Rongeurs, les Chéiroptères, les Insectivores, les testicules restent normalement dans la cavité abdominale ; mais le canal vaginal reste large, et, pendant la période de reproduction, les testicules descendent dans le diverticule, et forment une saillie externe, recouverte par une poche de la peau, le *scrotum*. Dans le second cas, la descente du testicule dans le scrotum est définitive, le canal vaginal s'oblitère et se réduit à l'état d'un ligament, le *ligament vaginal*.

La tunique albuginée forme autour du testicule une enveloppe épaisse ; elle envoie à son intérieur des septa qui convergent vers le hile du testicule, mais ne se rejoignent pas ; ils divisent le testicule en un certain nombre de chambres coniques (de 100 à 200 chez l'Homme), à base périphérique, à sommet dirigé vers le hile, et occupées chacune par un lobule ou peloton de canaux spermatiques, extrêmement longs et anastomosés de place en place (fig. 643, *1*).

A leur base, c'est-à-dire au-dessous de l'albuginée, les lobules s'unissent entre eux ; de leur sommet part un canal, qui va s'anastomoser aux canaux voisins en formant le *réseau de Haller* (*3*). A ce niveau, les septa se continuent par un réseau compliqué de trabécules, qui comble les mailles du réseau de Haller et constitue le *corps d'Highmore*. Du réseau de Haller, partent un certain nombre de canaux plus volumineux, les *canaux efférents* (*45*), qui se rendent à l'*épididyme*. Chacun d'eux forme dans la tête de cet organe un pelotonnement dont l'ensemble forme un lobule conique (*6*), et tous débouchent dans un canal commun, courant sur le bord externe de l'épididyme, et se continuant sur la queue de celui-ci.

A ce canal collecteur fait enfin suite le *canal déférent* (*9*), qui traverse le canal inguinal pour aller s'ouvrir dans le sinus uro-

génital. Rappelons que l'épididyme représente le reste du mésonéphros, et le canal collecteur ainsi que le canal déférent, le canal de Wolff.

Ce dernier reçoit des tubes aveugles, les *canaux aberrants* (*8*), qui représentent des tubes segmentaires atrophiés. D'autres de ces tubes ont perdu toute connexion avec le canal déférent, et restent enfermés dans des capsules attachées à ce canal. Ils constituent le *paradidyme* ou *organe de Giraldès*.

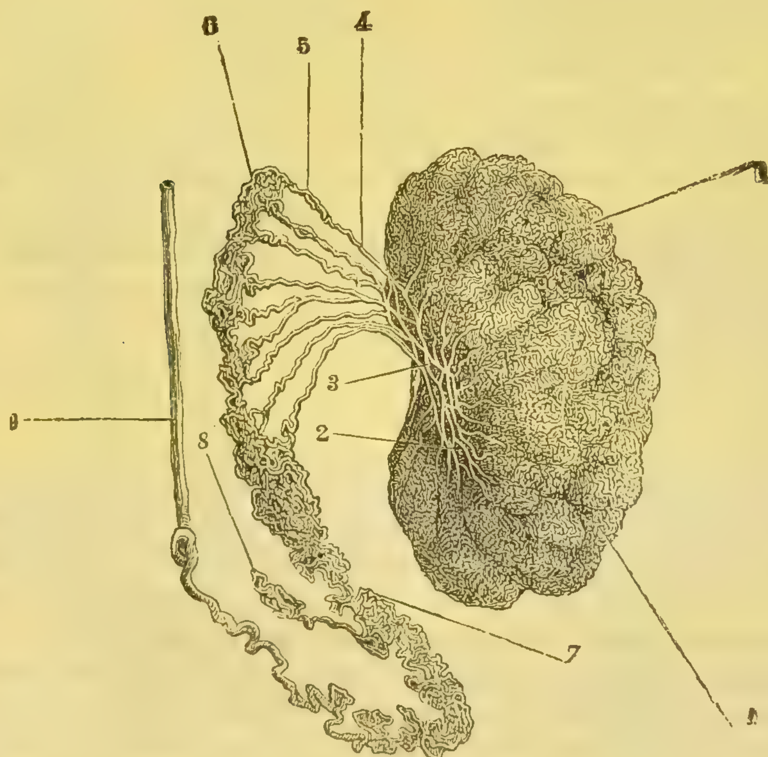


Fig. 643. — Testicule et canaux efférents : 1, lobules testiculaires ; 2, canalicules droits ; 3, réseau de Haller ; 4, partie rectiligne des canaux efférents ; 5, partie contournée des mêmes canaux ; 6, tête de l'épididyme ; 7, canal de l'épididyme enroulé ; 8, vaisseau aberrant ; 9, canal déférent (BEAUNIS et BOUCHARD).

Avant d'atteindre le sinus uro-génital, chaque canal déférent présente une vésicule appendiculaire, la *vésicule séminale*, énorme chez les Rongeurs et les Insectivores, où le sperme séjourne et subit une dilution.

Après le point où débouchent les vésicules, les canaux déférents portent le nom de canaux éjaculateurs jusqu'à leur orifice dans le sinus uro-génital.

Ces orifices sont disposés sur une éminence longitudinale placée sur le milieu de la paroi ventrale du sinus uro-génital, et qui rétrécit la lumière

de ce dernier. C'est le *verumontanum*. Il porte en outre une petite dépression impaire, placée au-dessous des orifices éjaculateurs. Cette dépression représente l'extrémité inférieure commune des canaux de Müller oblitérés. On l'appelle *utricule prostatique*, *utérus mâle*, ou mieux *vagin mâle* (Gegenbaur), puisqu'elle représente le vagin de la femelle.

C'est enfin dans cette région que débouchent les conduits d'une grande quantité de petites glandes, dont l'ensemble forme une masse compacte volumineuse, la *prostate*, renfermant aussi de nombreux muscles lisses. Cet organe joue un rôle important dans la dilution du sperme, mais surtout dans la rétention de l'urine dans la vessie, et dans l'éjaculation.

B. **Appareil femelle**. — L'étude de l'appareil génital femelle est beaucoup moins compliquée que celle des organes mâles. Le plan, d'un bout à l'autre de la série des Vertébrés (si on excepte les Cyclostomes et les Téléostéens précédemment étudiés), est d'une constance presque absolue, et d'une simplicité remarquable. Ovaires laissant échapper les œufs dans le cœlome ; oviductes provenant de la différenciation du canal de Müller, tels en sont les points essentiels, et l'étude comparative se ramène à l'énumération de modifications peu importantes dans la forme des organes que nous venons d'indiquer.

Appareil femelle des Sélaciens, des Ganoïdes et des Dipneustes. — Les Sélaciens ont, en général, deux ovaires, sauf les *Scyllidsé*, les *Galéidés* et les *Carchariidés*.

Les deux oviductes (canaux de Müller) sont recourbés en arc ; leurs orifices péritonéaux sont confondus en un seul entonnoir cilié, la trompe ; ils s'unissent aussi en arrière, pour déboucher dans le cloaque.

Chaque oviducte présente une glande nidamentaire, qui sécrète la coque à forme si spéciale de l'œuf. Très développée chez les espèces ovipares (*Scyllium*, *Raja*, *Chimæra*), elle se réduit chez les espèces vivipares. Mais en revanche, dans ces dernières, l'oviducte présente une dilatation terminale, l'utérus, où les œufs et les embryons nagent librement, sauf dans quelques types (*Carcharias*, *Mustelus lævis*), où l'embryon est relié à la paroi utérine par un véritable placenta cotylédonaire, comme celui des Ruminants.

L'appareil femelle des Chondroganoïdes se ramène facilement à celui des Sélaciens. Les œufs, tombés dans la cavité péritonéale, s'échappent par un court canal, presque réduit à un entonnoir, qui débouche dans le canal de Wolff, bien avant l'orifice externe de celui-ci. Il est probable que ce canal représente réellement le canal de Müller, qui ne serait séparé du canal de Wolff que dans sa partie tout à fait antérieure, et resterait uni à lui sur tout le reste de son trajet.

Chez les Euganoïdes (*Lepidosteus*), le type est tout différent :

les ovaires sont sacciformes et se rattachent étroitement à la disposition propre aux Téléostéens. La même incertitude règne au sujet de la signification morphologique de l'oviducte des Ganoïdes

Les DIPNEUSTES nous ramènent franchement au type Sélacien, que nous allons désormais rencontrer partout.

APPAREIL FEMELLE DES BATRACIENS. — Dans le groupe des BATRA-

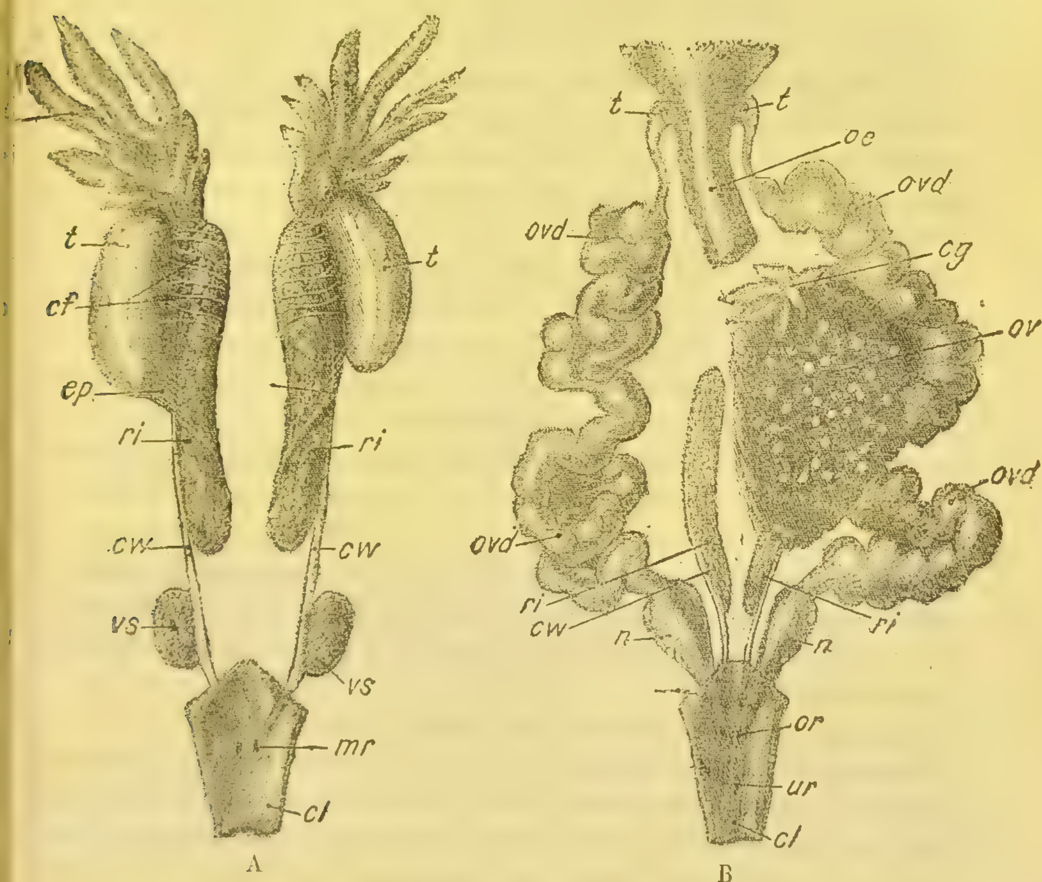


Fig. 644. — Organes génito-urinaires de *Rana esculenta*. — A. Appareil mâle : *t*, testicules ; *cg*, corps adipeux ; *cf*, canaux efférents ; *ep*, épididyme ; *ri*, reins ; *cw*, canaux de Wolff ; *vs*, vésicules séminales ; *mr*, orifices des uretères dans le cloaque, *cl*.
B. Appareil femelle : *ov*, ovaire ; *œ*, œsophage ; *t*, trompe ; *ovd*, oviducte ; *n*, renflement postérieur servant de glande nidamentaire ; *or*, orifice de l'oviducte ; *ur*, orifice des uretères ; les autres lettres comme en A (GIROD).

CIENS, l'ovaire est un long ruban, chez les GYMNOPHIONES ; un sac à mince paroi fibreuse et à cavité interne continue, chez les URODÈLES, et, chez les ANOURES, un sac volumineux, divisé par des cloisons en un certain nombre de compartiments (fig. 644, B).

Les œufs s'échappent par déhiscence dans le cœlome.

L'ovaire est, comme le testicule, accompagné d'un corps adi-

peux, lobé, d'un jaune d'or, dont nous avons dit le rôle probable à propos des organes mâles.

La trompe de l'oviducte est placée, chez les GYMNOPHIONES, à l'extrémité antérieure du rein, et le canal de Müller est très long, et rigoureusement droit.

Chez les URODÈLES et les ANOURES, la trompe (*t*) est placée bien en avant du rein, tout près de la base des poumons, les oviductes sont longs et extrêmement contournés, surtout chez les Anoures (fig. 644, *ovd*). Ils se dilatent en *utérus*, à leur partie extrême, chez les *Salamandra atra* et *Spelerpes fuscus*, qui sont vivipares, et, même chez les *Anoures*, qui sont ovipares, se retrouve une pareille dilatation (*n*), destinée simplement ici à servir de réservoir aux œufs, avant la ponte.

Les deux oviductes débouchent séparément dans le cloaque, sauf chez le *Bufo* et l'*Alytes*. Dans ces derniers genres, un organe de Bidder existe dans le jeune âge, comme chez le mâle ; mais il disparaît rapidement.

Cæcilia compressicauda, *Salamandra atra* et *S. maculosa* sont seuls vivipares. Les œufs sont, en général, pondus en masse et abandonnés à eux-mêmes. Le mâle d'*Alytes obstetricans* les porte fixés à ses pattes postérieures; celui de *Rhinoderma Darwini*, dans ses sacs vocaux élargis; celui du *Pipa*, sur son dos, où se constitue pour chaque œuf un poche spéciale, due à une prolifération de la peau. Enfin, dans *Notodelphys* et *Nototrema*, existe chez la femelle une poche d'incubation dorsale, qui s'ouvre dans le cloaque.

APPAREIL FEMELLE DES REPTILES. — Les ovaires des REPTILES sont toujours au nombre de deux ; nous n'insisterons pas sur leurs variations de formes ; signalons cependant leur asymétrie chez les *Lacertiliens* et surtout chez les *Ophidiens*, où l'ovaire droit est en avant du gauche. Dans ces deux groupes, la formation des vésicules de Graaf persiste toute la vie, tandis qu'elle n'a lieu pour les autres groupes de Reptiles et les Oiseaux que pendant la vie embryonnaire, et qu'elle cesse chez les Mammifères, peu après la naissance. Les oviductes débouchent séparément (*Plagiotrèmes*) ou ensemble (*Chéloniens*, *Coluber viridiflavus*) dans la paroi dorsale du cloaque, en arrière de l'anus.

APPAREIL FEMELLE DES OISEAUX. — L'appareil génital femelle des OISEAUX est caractérisé par l'atrophie de l'ovaire et de l'oviducte droits, qui chez l'embryon sont pourtant aussi bien développés que les organes du côté gauche. Même quand l'ovaire droit persiste, comme chez plusieurs Aétomorphes (*Buteo*, *Aster*), il reste très petit et ses œufs n'arrivent pas à maturité.

L'œuf mûr, entouré de son vitellus jaune, tombe dans la cavité péritonéale, par déhiscence de la vésicule de Graff, et s'engage dans l'oviducte. Ce dernier, dont les replis deviennent très nombreux au moment de la ponte, se divise en quatre sections : 1° la trompe; 2° un étroit canal ; 3° une section plus large, glandulaire et chargée de sécréter l'albumine; 4° un utérus musculaire, où l'œuf séjourne quelque temps et se recouvre d'une coquille calcaire.

Appareil femelle des Mammifères. — Les *Monotrèmes*, comme les Oiseaux, ont l'ovaire gauche beaucoup plus développé que l'ovaire droit, ce dernier est presque rudimentaire. Il est divisé en lobes, et la présence des œufs méroblastiques, à vitellus abondant, le rend plus ou moins semblable, comme celui des Oiseaux, à une grappe de raisin. Par tous ces caractères, l'ovaire des Monotrèmes s'écarte du type général des Mammifères ordinaires, dont les ovaires sont arrondis ou ovoïdes, lobés seulement chez les Marsupiaux, et égaux l'un à l'autre.

Comme le testicule, l'ovaire quitte assez vite la place primitive où il a pris naissance, et subit une descente apparente, due à la croissance inégale des organes qui l'avoisinent, mais le déplacement est moins grand que pour le testicule.

Dans quelques types (*Carnivores*), il se place à l'état adulte dans une poche spéciale, formée aux dépens de la cavité péritonéale, et qui reste parfois en communication avec celle-ci (*Chéiroptères*, *Canidés*, *Félidés*), mais qui peut aussi s'en séparer complètement (*Mustélidés*, *Viverridés*, *Ursidés*, *Pinnipèdes*).

Les oviductes sont au nombre de deux. Leur disposition la plus simple est réalisée chez les *Monotrèmes :* ils y sont distincts dans toute leur longueur ; la trompe a la forme d'un simple entonnoir, et le canal qui lui fait suite arrive, sans grandes modifications, jusqu'à l'orifice génital. Il n'existe pas de véritable utérus musculaire. Les deux oviductes débouchent sur une papille commune dans un cloaque bien développé au-dessus de l'orifice urinaire.

Les *Marsupiaux* (fig. 645) font très nettement le passage des Monotrèmes aux Placentaires : les deux oviductes restent encore morphologiquement distincts jusqu'à leur extrémité, bien qu'affectant dans leur partie terminale des rapports plus ou moins étroits. On peut y distinguer quatre parties : 1° une *trompe* dont l'orifice est entouré de franges (*fimbriæ*) très découpées; 2° l'*oviducte* proprement dit, canal étroit, plus ou moins contourné ; 3° l'*utérus*, renflé, musculaire, où le jeune subit son premier développement; 4° le *vagin*, où pénètre le pénis du mâle pendant la copulation.

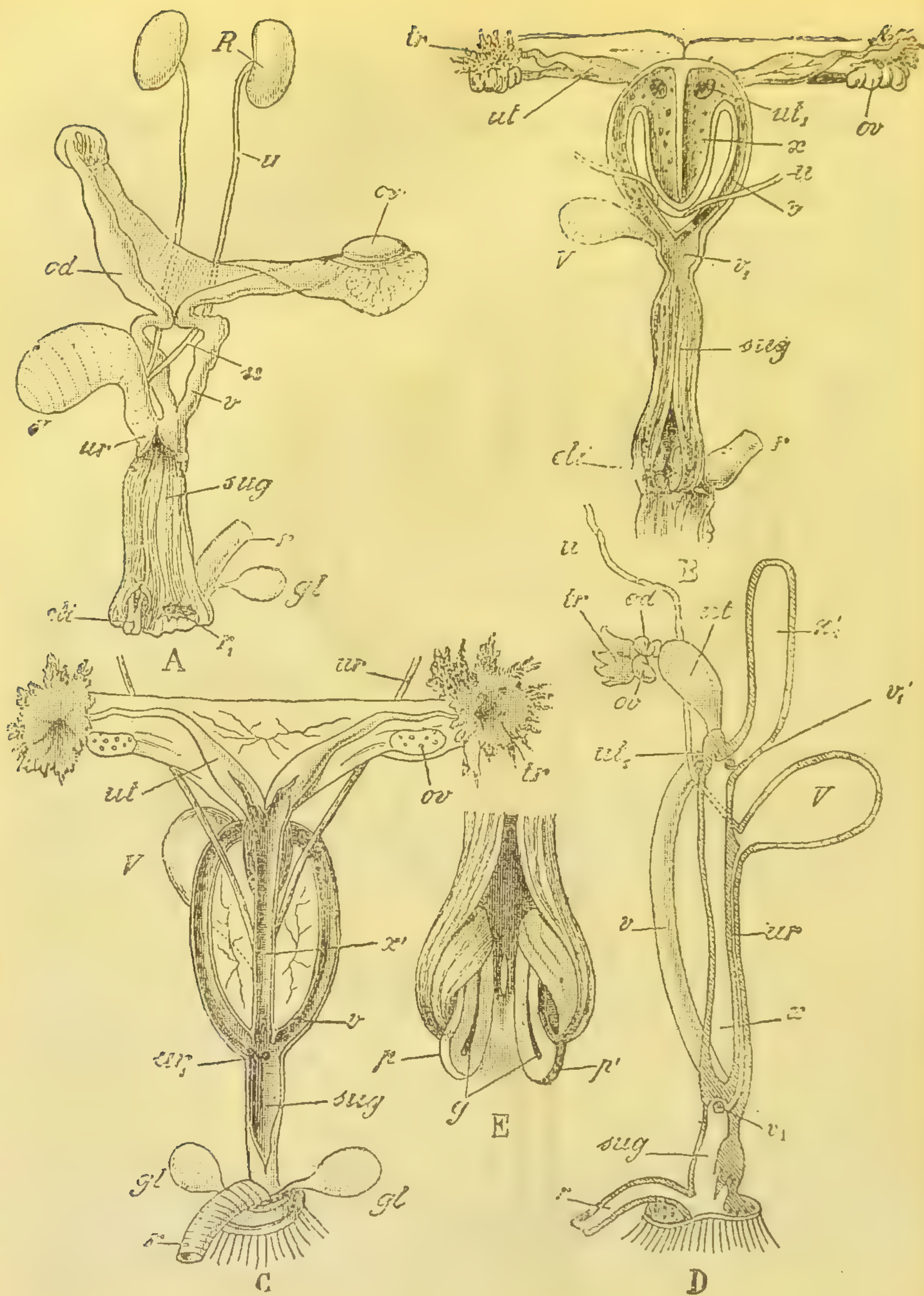


Fig. 645. — A — D. Disposition des organes génitaux femelles chez divers types de Marsupiaux :

A. Jeune *Didelphys dorsigera:* R, reins; *u*, uretères; *V*, vessie; *ur*, urèthre; *ov*, ovaire; *od*, oviductes; *v*, vagins; *sug*, sinus uro-génital; *cli*, clitoris; *r*, rectum; r_1, son orifice dans le cloaque; *gl*, glande rectale.

B. *Phalangista vulpina:* *tr*, trompes; *ut*, utérus; ut_1, leurs orifices dans le vagin; v_1, partie commune des vagins; *v*, leurs portions distinctes; *x*, leur portion réfléchie.

C. *Macropus Benetti:* *x'*, portions réfléchies des deux vagins, qui ont conflué, et s'ouvrent dans le sinus uro-génital v_1, comme un troisième vagin (la figure montre mal la communication entre *x'* et *v*).

D. *Hypsiprymnus:* *x*, cæcum impair résultant de la fusion des portions réfléchies des deux vagins; x'_1, cæcum impair supérieur; v_1 orifice du vagin gauche dans le sinus uro-génital; v'_1, un orifice dans le cæcum vaginal impair.

E. Pénis bifide de *Didelphys:* *p*, *p'*, les deux lobes; *g*, gouttières médianes (Brass)

Les deux conduits restant distincts dans toute leur longueur, il existe encore *deux vagins*. C'est cette présence de deux vagins qui différencie essentiellement les *Marsupiaux* des *Placentaires*. Les

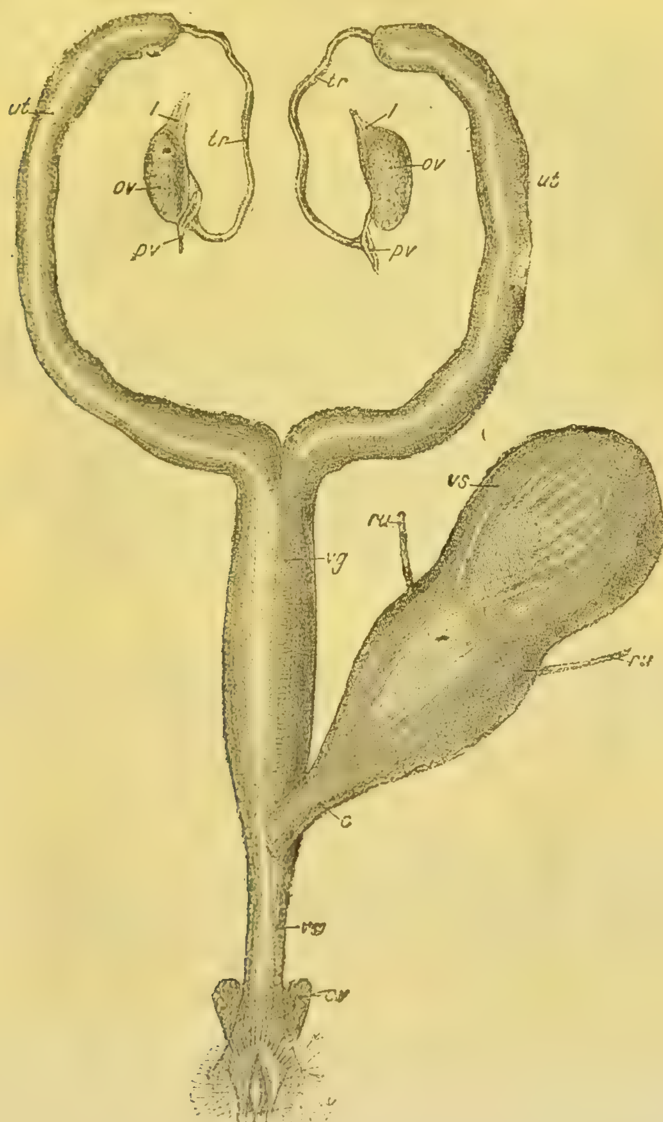


Fig. 646. — Appareil génital femelle du Lapin : *ov*, ovaire ; *l*, ligamen ; *pv*, pavillon de la trompe ; *tr*, trompe ; *ut*, utérus ; *vg*, vagin ; *ur*, uretères ; *vs*, vessie ; *c*, urèthre ; *vu*, sinus uro-génital ; *cv*, corps caverneux du clitoris ; *v*, vulve (Girod).

deux vagins débouchent séparément avec l'urèthre, dans un sinus uro-génital, quelquefois fort long. Le rectum débouche à l'extrémité postérieure de ce sinus, formant un cloaque rudimentaire, sauf chez les Kanguroos ; un sphincter commun ferme les deux ouvertures.

C'est dans la région des vagins, que les deux conduits femelles peuvent affecter entre eux des rapports variables (1). Chez les *Didelphyidés* (fig. 645 A), les deux conduits présentent au point d'union de l'utérus et du vagin une courbure qui les rapproche l'un de l'autre, mais sans autre connexion. Dans d'autres types, *Phalangista vulpina*, *Hypsiprymnus* (B), les deux vagins, devenus contigus sur la ligne médiane, se prolongent en arrière en un tube, dont l'extrémité terminée en cæcum atteint la paroi du sinus uro-génital, mais sans s'y ouvrir ; les deux cavités vaginales restent distinctes, et forment deux poches à la partie antérieure desquelles s'ouvrent les deux utérus. Parfois (*Hypsiprymnus*) ces deux poches s'étendent même en avant, et se terminent là encore en cæcum (fig. 645 D).

Ailleurs, la cloison qui sépare les deux cæcums se résorbe et les deux poches se fusionnent en une seule ; les deux conduits communiquent alors entre eux (*Macropus giganteus*, *M. Benetti*).

Enfin chez les *Macropus Benetti* et *Billiardieri*, le canal impair atteint le sinus uro-génital et s'ouvre à son intérieur, constituant un troisième vagin impair (fig. 645 C).

Chez les *Placentaires*, la partie postérieure des deux canaux de Müller se soude constamment en un vagin impair, où viennent

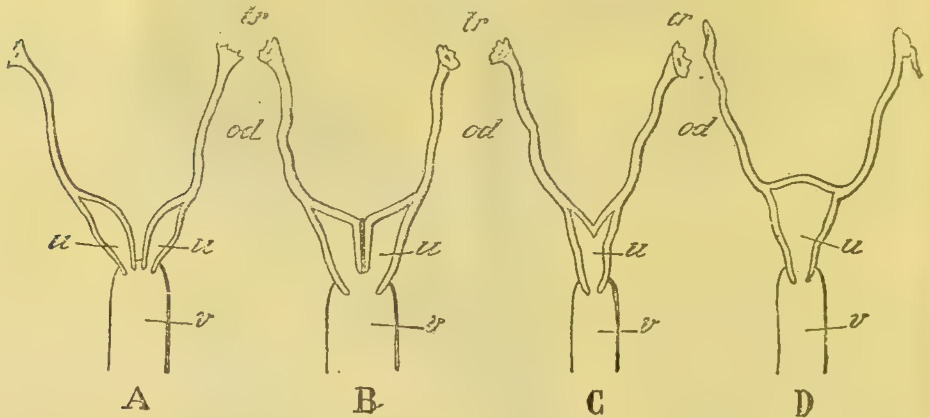


Fig. 647. — Variation dans l'étendue de la soudure des oviductes (canaux de Müller) chez les Mammifères placentaires : *v*, vagin impair ; *u*, utérus ; *od*, oviducte ; *tr*, orifices de la trompe. — A, utérus double ; B, utérus bipartie ; C, utérus bicorne ; D, utérus simple.

déboucher les utérus (fig. 646). Mais ceux-ci, à leur tour, peuvent présenter une coalescence, portée à des degrés divers (fig. 647). Dans certains cas (A), ils restent entièrement distincts et s'ouvrent séparément dans le vagin (la plupart des *Rongeurs : Lièvres*, *Écureuil*, *Marmotte ; Orycteropus*). Dans le cas de l'*utérus bipartite* (B), ils ne se fusionnent que par leur extrémité, s'ouvrent par un orifice commun dans le vagin, mais restent séparés par un stumpe interne (beaucoup de *Rongeurs ; Rats*, *Cobayes ;* plusieurs *Chéiroptères*). La forme la plus fréquente est l'*utérus bicorne* (C), où les utérus se fusionnent sur leur plus grande partie, ne restant

(1) Brass. *Beitr. z. Kenntniss des weibl. Urogenita sytems der Marsupialier.* Inaug. Diss. Leipzig. 1880.

distincts qu'en avant (*Insectivores*, *Carnivores*, *Cétacés*, *Ongulés*).

Les cornes à leur tour deviennent plus petites aux dépens de la portion commune chez les *Chéiroptères* et les *Lémuriens;* celle-ci enfin existe seule chez les Primates, où l'*utérus* est simple (D).

Le vagin débouche dans le sinus uro-génital, mais celui-ci reste, en général, à l'état de cavité large, mais peu profonde, au point que, dans beaucoup de cas, elle n'existe que d'une



Fig. 648. — Ovaire, trompe et organe de Rosenmüller : *a*, ovaire, *b*, trompe; *c*, *d*, canalicules du corps de Rosenmüller ; *e*, canal commun ; *f*, vésicule appendue à la trompe ; *g*, culs-de-sac des canalicules de l'organe (Follin).

manière virtuelle, et qu'on peut considérer les orifices génitaux et urinaires comme distincts.

Il nous reste à parler des organes rudimentaires qui proviennent de la régression des organes du mésonéphros dans les femelles. La portion antérieure du mésonéphros correspondant à la tête de l'épididyme du mâle est représentée par un système de canaux anastomosés, terminés en cul-de-sac du côté du hile de l'ovaire, réunis parfois de l'autre côté par un canal court, qui représente le canal de Wolff. C'est le *parovarium*, ou *époophore* ou *organe de Rosenmüller* (fig. 648, *c*, *d*).

La portion inférieure du corps de Wolff constitue le *paroophore*, correspondant au paradidyme, petit tubercule jaune où se distinguent des restes de canalicules sinueux.

§ 4. — *Appareils copulateurs.*

Nous devons terminer cette étude de l'appareil reproducteur des Vertébrés par quelques mots sur les organes copulateurs destinés à amener l'introduction du sperme dans les organes femelles.

Appareil copulateur chez les Anamniotes. — Ces organes n'existent à proprement parler que chez les Vertébrés supérieurs. Toutefois, même chez les Poissons, existent des dispositifs, sans

aucun rapport avec les organes copulateurs des Vertébrés plus élevés, qui facilitent la fécondation.

Chez les *Lamproies* mâles, les parois du pore abdominal se prolongent en un organe saillant, qui au premier abord paraît tout à fait comparable à un pénis protractile; mais il s'agit d'un simple prolongement de la paroi abdominale, et on n'a jamais constaté effectivement qu'il eût un rôle copulateur, l'accouplement n'ayant jamais été observé. Un pareil phénomène a été constaté au contraire chez les Sélaciens, tout au moins chez les *Scyllium* (1). Dans tous les types de Sélaciens, une partie de la nageoire abdominale, la plus rapprochée de la ligne médiane, est modifiée dans ce but, et constitue une paire d'organes, les *ptérygopodes* (Petri), placés à droite et à gauche de l'orifice génital du mâle. Chacun d'eux est une tige cartilagineuse, articulée, portant un sillon profond sur sa face interne, et, latéralement, d'autres pièces cartilagineuses, qui peuvent s'écarter sous l'action de muscles spéciaux et élargir le ptérygopode. D'autres muscles recouvrent les cartilages latéraux, et peuvent au contraire donner à l'organe la forme d'une tige étroite. L'appareil revient au repos par la simple élasticité des ligaments. Au moment de la copulation, le ptérygopode, réduit par les muscles rétracteurs à son plus petit volume, est introduit dans l'orifice femelle ; les muscles dilatateurs écartent alors les cartilages latéraux et dilatent par là l'orifice femelle comme le ferait un forceps. Pendant ce temps, la papille génitale du mâle fait saillie hors du cloaque, est poussée entre les deux ptérygopodes, formant canal à sa suite, et le sperme pénètre dans l'appareil femelle.

Les Téléostéens, les Ganoïdes et les Dipneustes manquent très généralement d'appareils de copulation.

L'accouplement n'existe pas non plus chez la plupart des Batraciens, où le mâle se contente de tenir la femelle étroitement embrassée pendant la ponte, fécondant les œufs à leur sortie. Chez les Gymnophiones toutefois, existe un cloaque protractile, qui peut se dévaginer et atteindre une longueur de 5 centimètres.

Appareil copulateur des Reptiles. — Les Reptiles présentent tous, sauf *Hatteria* (Günther), des organes d'accouplement, mais ils se montrent sous deux types distincts : l'un spécial aux Plagiotrêmes, l'autre commun aux Chéloniens et aux Crocodiliens.

Chez les premiers, il existe deux pénis, constitués par deux sacs protractiles, logés, au repos, en arrière du cloaque, sous la

(1) Bolau. Z. W. Z., t. XXXV, 1882.

peau, à la naissance de la queue. L'érection de ces sacs se fait soit par l'action des muscles, soit sans doute aussi, comme chez les Mammifères, par l'arrivée du sang dans les *cavités caverneuses*, qui sont ménagées dans le tissu conjonctif environnant. A l'état de protraction, les pénis ont la forme de cônes longs, hérissés d'épines variables, et présentant un sillon destiné à conduire le liquide séminal.

Dans les deux autres groupes, le pénis est impair, et se compose de deux masses d'un tissu érectile, creusé de vastes cavités où le sang peut affluer de façon à accroître le volume de l'organe et à rendre ce dernier rigide. Ce sont les *corps caverneux*, que nous allons retrouver plus haut. Le pénis est attaché à la paroi du cloaque, et est parcouru dans toute sa longueur par un sillon longitudinal qui vient se terminer près de l'extrémité, à la base d'une masse caverneuse, non adhérente au cloaque, et qu'on peut appeler le *gland*. La structure est plus compliquée chez les *Chéloniens*, où le pénis peut être bifide à son extrémité, ou même (*Trionyx*) se diviser en plusieurs lobes.

Dans tous les Reptiles, la femelle possède un organe tout à fait semblable à l'organe copulateur du mâle, mais très réduit, c'est le *clitoris*.

Récemment Bridge (1) a démontré l'existence, chez les Crocodiliens et les Chéloniens, de deux canaux dépendant de la cavité péritonéale ; ils traversent le pénis, et s'ouvrent chez les Chéloniens sur deux papilles situées à la base du gland. Ces papilles restent closes chez les Crocodiliens. On a vu là l'homologue des pores abdominaux des Vertébrés inférieurs.

Appareils copulateurs des Oiseaux. — Les organes copulateurs sont peu développés chez les Oiseaux. Chez l'Autruche, l'Outarde, les Hérons, les Cigognes et chez beaucoup de Palmipèdes, existe un organe érectile, muni d'un sillon et plus ou moins comparable à ce que nous venons de voir chez les Crocodiliens. Chez les autres, toute espèce d'organe copulateur fait défaut.

Appareil copulateur des Mammifères. — C'est chez les Mammifères que l'on trouve les organes de copulation à leur état de plus complet développement. Ils se composent toujours d'un pénis érectile, traversé dans toute sa longueur par un canal éjaculateur.

Monotrèmes. — Nous devons d'abord étudier à part les Monotrèmes, où la disposition s'écarte notablement du type commun aux autres Mammifères. Le pénis de ces animaux est une tige allongée (fig. 649, *p*), logée dans un sac spécial, placé au-dessous

(1) *Journ. of Anat. and Physiol.*, t. XIV.

du cloaque et attaché à la paroi de celui-ci par un tissu très lâche.

Ce sac se termine en cæcum en avant, et c'est à cette extrémité aveugle qu'est attaché le pénis. En arrière, il s'ouvre dans le cloaque par un orifice (O), qui peut donner passage au pénis en érection. L'érection est produite par l'afflux du sang dans deux puissants corps caverneux. Au sac pénial sont attachés deux muscles rétracteurs, et un muscle compresseur du cloaque, qui peut à un moment donné interrompre la communication de celui-ci et du sinus uro-génital. Le liquide séminal ne peut alors s'échapper que par le canal creusé dans le pénis, canal qui part de la base du pénis, où il s'ouvre (o) dans le sinus uro-génital, et qui débouche au sommet du gland.

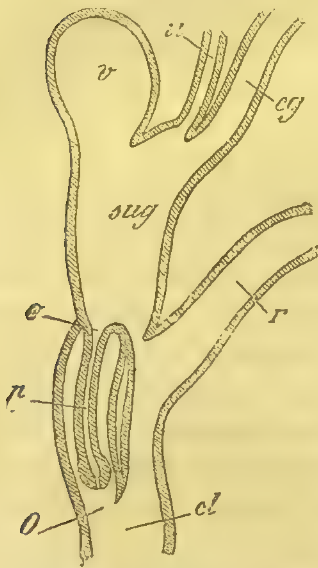


Fig. 649. — Schéma de l'appareil uro-génital de l'Ornithorhynque : *u*, uretère ; *cg*, conduit génital ; *v*, vessie ; *sug*, sinus uro-génital ; *r*, rectum ; *p*, pénis ; *o*, orifice basilaire du canal du pénis ; *O*, orifice de la poche du pénis dans le cloaque ; *cl*, cloaque.

Le clitoris de la femelle est exactement construit sur le même plan.

Appareil copulateur des Mammifères. — Pour nous rendre compte de la signification du pénis des Mammifères, il nous faut faire appel au développement ontogénique. Pendant les premiers stades du développement, les deux premiers mois chez l'Homme, la disposition des parties externes du système uro-génital est identique dans les deux sexes. Il existe à ce moment un cloaque où débouchent l'anus et le sinus uro-génital, et que limite un bourrelet circulaire. En avant du sinus uro-génital, apparaît un tubercule, le *tubercule génital*, sur la face inférieure duquel le sinus uro-génital se prolonge en un sillon, le *sillon génital ;* postérieurement, ce sillon est limité par deux replis, les *replis génitaux*, qui continuent en arrière les deux moitiés du tubercule génital.

L'anus se sépare alors de l'orifice génital, et le périnée est déjà complètement formé, que la distinction sexuelle est encore impossible.

C'est alors que les différences vont se produire. Chez la femelle, les modifications sont peu importantes : la disposition reste pour ainsi dire à l'état que nous venons de décrire. Le bourrelet génital divisé en deux parties symétriques devient les *grandes lèvres ;* le tubercule devient le *clitoris ;* le sinus uro-génital donne le vestibule du vagin ; enfin les deux replis génitaux forment les *petites lèvres*.

Chez le mâle, les modifications sont autrement considérables ; le tubercule s'allonge et se développe, en même temps que la fente génitale située à sa face inférieure ; les replis génitaux, ainsi que les lèvres de la fente génitale, s'affrontent sur la ligne médiane et transforment la fente en un *canal uro-génital*, improprement appelé urèthre, qui court à la face inférieure ou postérieure du pénis, et dont l'orifice est transporté peu à peu au sommet de cet organe.

Enfin les deux moitiés du bourrelet génital s'accroissent, se rapprochent

sur la ligne médiane et finissent par se fusionner en un bourrelet médian, le *scrotum*, à l'intérieur duquel sont logés plus tard les testicules.

Examinons avec un peu plus de détail l'organe copulateur.

C'est une tige entourée par un repli de la peau qui lui est attaché par un tissu lâche, et qui est entièrement libre à l'extrémité renflée, c'est-à-dire sur le *gland*. Ce repli cutané est le prépuce. Il est parfois libre d'adhérence avec la peau de l'abdomen, de sorte que le pénis est absolument indépendant dans toute sa longueur (Primates, Chéiroptères); plus fréquemment, il est fixé à cette peau, et le pénis est alors attaché à la paroi abdominale.

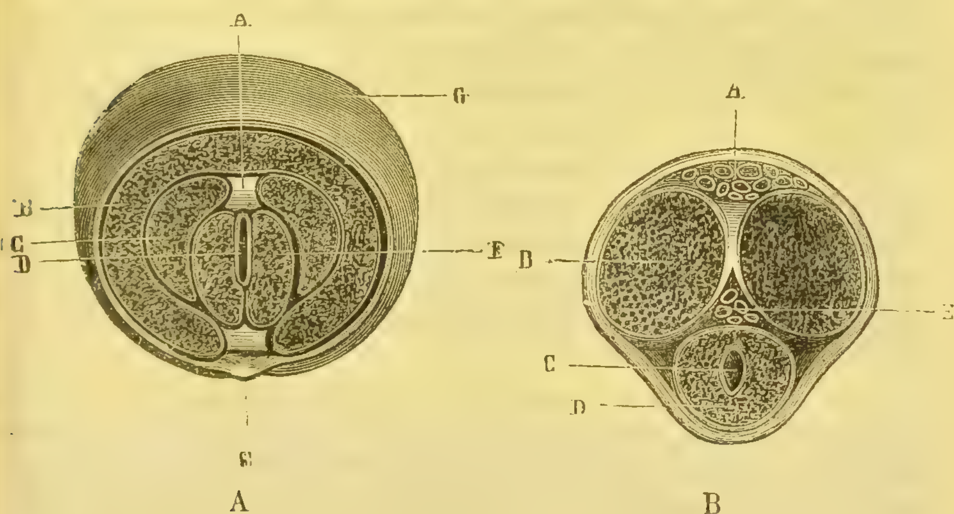


Fig. 650. — Coupes du pénis de l'Homme. A, à sa base; B, au niveau du gland.

A, prolongements fibreux des corps caverneux dans le gland; *B*, faisceaux vasculaires superficiels du gland; *C*, prolongements des corps caverneux dans le gland; *D*, canal uro-génital; *E*, coupe du frein; *F*, tissu spongieux de l'urèthre; *G*, téguments.

A, veines dorsales de la verge; *B*, corps caverneux; *C*, urèthre; *D*, tissu spongieux de l'urèthre; *E*, plexus veineux situés au-dessus de l'urèthre (Anger).

L'extrémité du pénis est, chez tous les Placentaires, simple mais de forme variable, lisse ou hérissée de poils, d'écailles, de tubercules, de pointes cornées. Chez beaucoup de Marsupiaux, il est bifide sur une grande longueur, et le canal uro-génital se prolonge sur chaque moitié sous forme d'une gouttière creusée au côté interne (fig. 645, E).

L'érection est produite par l'afflux du sang dans des masses de tissu érectile, où il s'accumule avec une tension considérable, en augmentant énormément le volume de l'organe. Les masses érectiles sont au nombre de trois (fig. 650, A) : l'une, à laquelle on peut donner le nom de *corps spongieux* (*A*), est développée dans les

parois mêmes du canal uro-génital. Les deux autres masses sont développées aux dépens du tubercule génital même, c'est-à-dire indépendamment de la précédente; ce sont les *corps caverneux* (*B*), généralement intimement unis l'un à l'autre, mais se séparant, chez les Marsupiaux, à leur extrémité pour constituer les deux glands (fig. 645, E); ces trois masses constituent trois cylindres juxtaposés et séparés par du tissu conjonctif. A l'extrémité, les corps caverneux s'arrêtent avant le corps spongieux, qui se dilate pour former la portion érectile du gland (fig. 650, B).

Les mêmes masses érectiles se retrouvent chez la femelle; les corps caverneux produisent l'érection du clitoris; le corps spongieux, développé dans les parois du sinus uro-génital, est ici double, et constitue, à la base des petites lèvres, les *bulbes* du vestibule.

Chez beaucoup de Mammifères, la cloison conjonctive qui sépare les deux corps caverneux peut s'ossifier partiellement en donnant une tige osseuse longitudinale, l'os pénial. C'est le cas des *Rongeurs*, des *Chéiroptères*, des *Cétacés*, de la plupart des *Carnivores* et des *Singes*. Chez le *Phoque*, il existe même dans le clitoris.

Enfin des glandes se sont développées dans les deux sexes, aux dépens de la muqueuse de ces régions, et déversent leur sécrétion soit dans le sinus uro-génital (*glandes de Cowper*, chez le mâle; *glandes de Duvernoy* ou *de Bartholin*, chez la femelle), soit sous le prépuce (*glandes préputiales* ou *de Tyson*).

APPENDICE

SUR LA MÉTAMÉRISATION DES VERTÉBRÉS

Après avoir successivement passé en revue les divers appareils et systèmes d'organes des Vertébrés, il peut être d'un puissant intérêt d'envisager à un autre point de vue ces animaux, de rechercher et, s'il est possible, d'expliquer le plan général de la constitution même de leur corps.

L'étude de la structure d'un Vertébré montre nettement que certains organes *se répètent* identiques, les uns derrière les autres, en une série linéaire, qu'ils sont, en d'autres termes, *métamérisés;* que, d'autre part, les règles de cette succession sont identiques pour les divers organes. Cette disposition, qu'on retrouve, on se le rappelle, dans d'autres embranchements, a depuis longtemps frappé les zoologistes, et, dès les origines de la philosophie zoologique, se manifeste la tendance à faire de cette *métamérisation* le fondement de toutes les hypothèses zoogéniques qui se sont succédé. Dugès, Oken, Spix, Carus, R. Owen, Durand de Gros se sont particulièrement attachés à déduire les conséquences de cet état métamérisé relativement à l'explication de la constitution des Vertébrés.

Les recherches embryogéniques plus récentes ont généralisé davantage encore la notion de métamérisation, et il n'est pas un système d'organes qui n'en présente des traces évidentes dans l'étendue du tronc; on est en droit de considérer le corps d'un Vertébré comme *typiquement* constitué par l'ensemble d'un certain nombre de parties ou *métamères*, placés en série linéaire, et comprenant dans chaque moitié du corps un sclérotome, un myotome, une racine nerveuse dorsale, un organe sensoriel (*branchial sense organ* de Beard), des vaisseaux transverses, des néphrostomes, une poche qui devient respiratoire dans les segments antérieurs (Houssay). De plus des organes longitudinaux (myélaxe, tube digestif, vaisseaux longitudinaux, canaux collecteurs du rein) se continuent dans les divers métamères. Ces métamères sont évidents dans le tronc; ils cessent d'être nets dans la tête; toutefois les efforts des philosophes zoologistes ont eu pour but constant de retrouver la même constitution dans la tête et dans le tronc, et aujourd'hui la constitution métamérique de la tête est un fait absolument démontré par les découvertes de l'embryogénie.

Avant d'étudier avec plus de détails la métamérisation dans les divers appareils, il est intéressant de rappeler les hypothèses qui ont été émises sur la *signification* de cette métamérisation.

La théorie que nous avons adoptée dans le cours de cet ouvrage, celle qui s'applique le mieux à l'explication de l'ensemble du règne animal, est la théorie zoonitaire, que nous avons déjà exposée au début de ce livre (voir p. 33). Émise pour la première fois par Moquin-Tandon à propos des Hirudinées, développée et généralisée par Edmond Perrier, qui en est à l'heure actuelle le principal défenseur, elle considère les êtres complexes (dèmes et zoïdes) comme résultant de l'association en colonies d'êtres plus simples, les *mérides*. C'est l'extension et la généralisation du processus du bourgeonnement. On a vu quels brillants résultats elle nous a donnés à propos des Cœlentérés et des Annélides. Elle a été appliquée aux Vertébrés par Edmond Perrier, dans son ouvrage aujourd'hui classique, *les Colonies animales*, auquel nous renvoyons le lecteur.

Nous devons cependant mentionner ici la seconde théorie, proposée par SEDGWICK et reprise récemment par HOUSSAY, qui donne une conception tout autre de la métamérisation. Elle la considère comme un résultat immédiat de l'accroissement de l'animal, réduit à l'origine à l'endoderme et à l'exoderme. En s'accroissant, le poids de l'animal, et par suite ses besoins augmentent comme le cube des dimensions linéaires; au contraire ses rapports avec l'extérieur ne s'accroissent que proportionnellement à la surface, c'est-à-dire comme le carré de ces dimensions, et cela est vrai pour les rapports sensitifs (exoderme) et pour les rapports nutritifs (endoderme). Il y a donc insuffisance en particulier au point de vue de la nutrition, et pour compenser cette rupture d'équilibre, l'endoderme donne naissance à des évaginations latérales, en cæcum, qui apparaissent par paires les unes derrière les autres suivant une loi compliquée, comme cela a lieu par exemple pour l'*Amphioxus*. Pour le même poids, la surface de l'endoderme est ainsi considérablement accrue. On perçoit de la sorte la métamérisation comme destinée à l'origine à accroître, toutes choses égales d'ailleurs, les rapports de l'être avec le monde extérieur, et à l'armer davantage dans la lutte pour la vie. C'est une pure application de la sélection naturelle. Mais l'artifice que nous venons d'indiquer ne produit pas l'effet attendu; les cæcums se détachent en effet de l'endoderme et constituent des masses isolées placées métamériquement sur les côtés de l'archentéron. Elles donnent le *mésoblaste*.

De nouvelles tentatives sont faites plus tard dans la même voie, et donnent lieu à de nouvelles sorties d'endoderme encore métamérisées (parablaste de Houssay [voir plus loin, page 1189], fentes branchiales).

Cette théorie, à coup sûr très séduisante par sa simplicité, outre qu'elle reste à l'état de simple hypothèse sans preuve bien nette, est loin de s'appliquer à tous les faits observés. Elle explique mal en particulier le phénomène si important du bourgeonnement qui a permis à la théorie coloniale d'éclairer d'une si vive lumière la constitution des Cœlentérés et des Annélides. La théorie de Sedgwick n'a pas la généralité de la théorie coloniale; toutefois, il ne serait pas impossible qu'elle pût la compléter en expliquant avec plus de précision la morphologie d'autres types et notamment des Plathelminthes. Pour ce qui a rapport aux Vertébrés, si d'une part on n'a jamais observé chez eux le processus du bourgeonnement proprement dit, la parenté avec les Annélides semble bien grande pour que la métamérisation n'ait pas dans les deux types la même signification.

Quelle que soit d'ailleurs la théorie que l'on admette, l'importance de la métamérisation n'est pas moins évidente, et les faits qui s'y rapportent n'en sont pas moins clairs.

Nous nous proposons maintenant, en prenant successivement chaque système d'organes, de montrer le caractère métamérique qu'il présente dans le tronc, et le mode avec lequel ce caractère se retrouve dans la tête.

Malgré les tentatives qui ont été faites dans ce but, l'anatomie comparée est impuissante à fixer nos idées sur la question de la métamérisation de la tête. Les Vertébrés sont des êtres trop complexes, trop modifiés, trop spécialisés, pour garder à l'état de complet développement des traces de l'état primitif. Leur évolution a été très rapide, et la sélection naturelle a fait disparaître toutes les formes ancestrales directes, ne laissant subsister à côté des Vertébrés que les types soustraits par une adaptation spéciale aux effets de la lutte pour l'existence. Au contraire l'embryogénie est venue apporter des preuves irréfutables de l'existence de cette métamérisation, qui est parfois très nette dans les premiers stades du développement, mais qui disparaît ensuite plus ou moins. C'est donc exclusivement dans l'embryon qu'il faut rechercher les métamères céphaliques; plus tard ils arrivent à confluer, et ce n'est qu'avec peine qu'on peut trouver quelque trace du sectionnement primitif.

Le caractère transitoire de l'état métamérique montre de plus que le choix des types à étudier n'est pas indifférent. Il faut rejeter les types à évolution rapide, où la succession des faits ontogéniques est masquée, modifiée, par-

fois défigurée, pour s'attacher plus spécialement aux types à développement lent, qui permettent de saisir tous les stades, et de les voir nettement, sans que ceux-ci soient précipités, sautés ou modifiés. Aussi est-ce surtout chez les SÉLACIENS (GEGENBAUR, BALFOUR, DOHRN, BEARD, VAN VIJHE), chez les BATRACIENS (GÖTTE, MARSHALL, ORR, HOUSSAY) que des études de ce genre ont été entreprises.

Si tous les morphologistes croient aujourd'hui à la métamérie de la tête, ils sont loin d'être d'accord sur le nombre et la constitution des segments. GEGENBAUR ne veut voir de segments que dans la région postorale de la tête; DOHRN au contraire pense que toute la tête est métamérique. Et d'abord quelle est la limite postérieure de la tête? Y a-t-il un critérium qui permette de distinguer un métamère céphalique et un métamère du tronc? Il en existe deux : 1° la persistance d'une fente branchiale; 2° la liaison de la racine dorsale du nerf à la portion distale secondairement détachée de l'épiblaste (voir p. 1082). Il semble que le nombre des segments céphaliques qui précèdent la première branchie vraie soit constant, et on peut en admettre avec HOUSSAY sept, dont plusieurs sont discutés toutefois, nombre d'ailleurs provisoire représentant l'état actuel de la science, et pouvant peut-être s'augmenter plus tard.

Quant au nombre des segments munis de fentes branchiales vraies, il varie suivant les divers types. On admettra donc $7+n$ des métamères céphaliques, n représentant le nombre maximum des fentes branchiales vraies (ce nombre peut se réduire dans la suite du développement). Voici l'énumération des métamères céphaliques (1) : 1° *nasal;* 2° *cristallo-hypophysaire;* 3° *buccal* ou *mandibulaire;* 4° *postoral;* 5° *spiraculaire;* 6° *hyoïdien;* 7° *auriculaire;* 8° *premier branchial*, etc.

Ajoutons que ces métamères n'apparaissent pas tous simultanément, mais bien successivement, suivant une loi assez compliquée, comme s'il y avait deux zones productrices : l'une en arrière de la région branchiale, donnant des segments en avant; l'autre au niveau de la bouche, donnant des segments en avant et en arrière. L'ordre d'apparition chez l'Axolotl est le suivant :



Les mêmes phénomènes se passent d'ailleurs dans le tronc, où ils sont connus depuis longtemps.

MÉTAMÉRISATION DES DIVERS ORGANES. — 1° MÉSOBLASTE. — La première apparition nette de la métamérie s'observe dans la formation du mésoblaste. Comme nous l'avons succinctement dit tout à l'heure, l'origine primitive du mésoblaste est une série d'évaginations endodermiques, disposées par paires métamériques, et aboutissant à la constitution de vésicules closes métamérisées (entérocélie). Ce type de développement n'existe que chez l'*Amphioxus*.

Partout ailleurs, le mésoblaste apparaît comme une série de masses pleines issues de l'endoderme et se creusant ensuite secondairement d'une cavité. C'est la schizocélie. Dans ce second type la métamérisation n'apparaît pas d'une façon aussi simple que tout à l'heure. Le mésoderme se montre d'abord insegmenté, et ce n'est que secondairement qu'il se divise, en 2, 3, 4 segments successifs. Ce processus se retrouve pour beaucoup d'organes. Mais on peut le considérer comme une déviation du type primitif, due à une accélération dans l'embryogénie.

Il ne paraît pas y avoir de loi fixe pour le lieu de production de ces

(1) Cette énumération est celle admise par HOUSSAY dans ses mémoires sur le développement et la constitution des Vertébrés; les modifications légères que nous y apportons ici résultent des notes plus récentes et des communications verbales du même auteur.

masses mésoblastiques; il s'en produit un peu partout, aussi bien aux deux extrémités que par subdivision des myotomes les premiers formés.

Quoi qu'il en soit, les masses mésoblastiques creuses, qu'on peut appeler *mésomères*, se répètent sans interruption dans toute l'étendue du tronc ; elles se continuent sans modification importante dans la tête, où les travaux de Balfour, Götte, van Vijhe, Dohrn, Houssay, Platt, Killian, etc., les ont mises en évidence.

2° Notochorde. — Sur la ligne médiane, le mésoblaste forme un organe axial, la *notochorde*, qui constitue l'organe primordial de soutien chez les Vertébrés les plus inférieurs. Elle n'a aucun rapport morphologique avec le squelette des Vertébrés supérieurs, qui se forme autour de la corde, indépendamment de celle-ci. On n'y a jamais mentionné de trace de métamérisation. Dans les premiers stades du développement, la corde se continue *jusqu'à l'extrémité la plus antérieure de la tête*. Plus tard, par suite de la flexion crânienne, la portion antérieure est séparée du reste, et entre en régression. Elle disparaît enfin; toutefois Albrecht a cru en retrouver des traces. Mais dans tous les cas, cette extension s'oppose à la distinction établie par Gegenbaur, qui divise le crâne en une *portion chordale* et une portion *préchordale*. Cette dernière n'existe pas à proprement parler au point de vue morphologique, et la division est secondaire et plus apparente que réelle.

3° Organes dérivés du mésoblaste. *Muscles*. — Après leur formation, les mésomères se divisent de chaque côté en une partie dorsale, le *myotome*, et une partie ventrale, le *somite*, entourant le tube digestif. Le somite garde à son intérieur une cavité, reste du cœlome primitif, qui le divise en une lame somatique et une lame splanchique. La partie dorsale, ou myotome, ou *plaque musculaire*, formera l'appareil locomoteur par la transformation de ses cellules en fibres musculaires. Il existe donc sur chaque côté du corps une série de muscles, métamérisés comme l'étaient les mésomères.

L'étude de l'homologie des muscles de la tête et du tronc est à peine ébauchée. La question se complique par le fait que les somites céphaliques, dans leur partie supérieure, donnent des fibres musculaires (muscles branchiaux) qui n'ont pas été suffisamment distinguées des muscles formés par les myotomes.

Appareil excréteur. — Nous avons vu, au chapitre précédent, la disposition strictement métamérique, au moins à l'origine, de l'appareil excréteur, issu du mésoblaste ; nous n'avons pas à y revenir de nouveau. L'équivalent de cette formation n'a jamais été retrouvé dans la tête; peut-être pourrait-on en trouver la raison dans la formation des branchies, qui gênent le développement des canaux urinaires, et les empêchent même d'apparaître.

4° Squelette. — Le squelette prend aussi naissance aux dépens du mésoblaste ; sa première apparition est métamérisée ; aux dépens de chaque myotome se forme un *sclérotome*, qui se dispose autour de la corde dorsale, de façon à lui former une gaine (Froriep, van Vijhe). A un second stade, tous ces segments se fusionnent en une gaine continue périchordale, la couche squelettogène. Ce n'est enfin qu'à une troisième période que cette coulée se divise de nouveau, pour former les vertèbres, qui se disposent, non plus en face des métamères mésomériques, mais dans leur intervalle.

Cette dernière segmentation n'est en définitive que très secondaire. La véritable métamérisation est celle qui se manifeste à l'origine du développement, dans les sclérotomes. A l'état définitif, cette métamérisation primitive disparaît dans tous les cas; la segmentation que présente le squelette adulte n'a pas d'importance morphologique propre ; elle est sous la dépendance absolue de la mésomérie.

Dans la tête, l'état le plus primitif qui ait été observé dans la formation du crâne, est l'état insegmenté. Le crâne primordial, ou du moins celui qu'on considère comme tel, est décrit comme tout d'une venue. Cet état correspond évidemment à celui qui caractérise le second stade du développement du squelette du tronc. Tout porte à croire que, comme dans ce dernier, cet état est secondairement acquis ; il doit être précédé d'un autre stade, méta-

mérique; mais à l'heure actuelle, on n'en a décrit aucune trace; il est vrai de dire que l'attention des zoologistes n'a guère été appelée sur ce point, et ce n'est pas dans cette direction qu'ont été poussées les recherches. Il y a lieu d'espérer qu'on retrouvera, comme pour les autres éléments des métamères, l'indication des sclérotomes céphaliques.

Gegenbaur, considérant que les vertèbres se forment toujours dans la gaine notochordale, avait depuis longtemps émis l'opinion que le crâne tout entier ne devait pas être comparé au rachis squelettique du tronc. Croyant que la corde s'arrêtait au niveau de la selle turcique, il pensait que l'on ne devait pas chercher de métamères squelettiques dans la région placée en avant, dans la région préchordale. Mais nous avons vu plus haut qu'il était reconnu aujourd'hui que la corde allait en réalité jusqu'à l'extrémité même du corps. Il n'y a donc pas de région préchordale. D'ailleurs, les sclérotomes n'ont aucun rapport direct avec la corde. C'est aux myotomes qu'ils se rattachent intimement; ils doivent exister partout où existent des mésotomes, c'est-à-dire jusqu'à l'extrémité.

Il n'y a donc plus lieu de s'arrêter aujourd'hui à la distinction proposée par Gegenbaur.

Théorie vertébrale du crâne. — Nous venons de dire combien peu la science était éclairée au point de vue de la métamérisation primordiale du squelette céphalique. On s'est pourtant occupé depuis longtemps d'homologuer le squelette de la tête avec celui du tronc. Jusqu'à ces dernières années, c'est à cette tentative que s'étaient bornées les recherches relatives à la métamérisation de la tête, recherches dont les résultats avaient permis d'édifier la *théorie vertébrale du crâne*. Mais, comme son nom l'indique, le but que se sont proposés jusqu'ici les anatomistes, c'est de déterminer l'homologie du squelette céphalique *définitif* avec le système vertébral. La théorie vertébrale du crâne se rapporte donc non pas à la métamérisation primitive, mais à la segmentation secondaire, qui aboutit dans le tronc à la formation des vertèbres. Le retentissement qu'a eu cette théorie célèbre nous oblige à en dire quelques mots.

En 1790, Goethe trouva devant la synagogue de Venise un crâne de Mouton séparé en segments qu'il compara à autant de vertèbres. Oken, en 1807, ignorant la découverte de Gœthe, établit à l'université d'Iéna la première formule magistrale de la théorie, que lui avait inspirée la vue d'un crâne de Biche ramassé sur les pentes de l'Henstein. De Blainville et R. Owen développèrent la même idée; mais l'accord était loin de se faire sur le nombre et la constitution des vertèbres. Frank et Duméril (1792-1808) n'en admettaient qu'une, d'autres 3 ou 4, d'autres 5, en concordance avec les vésicules cérébrales, d'autres enfin 6. Toutefois le nombre 4 était le plus communément admis et les 4 vertèbres crâniennes étaient formées des éléments suivants :

I. Vertèbre occipitale : *Corps :* apophyse basilaire; — *trou :* trou occipital; — *arcs neuraux :* écaille; — *neurépine :* crête occipitale externe; — *apophyses articulaires inférieures :* condyles; — *apophyses articulaires supérieures :* sutures crénelées de la voûte, suture engrenée de la base; — *apophyses transverses :* apophyses jugulaires.

II. Vertèbre sphéno-pariétale : *Corps :* post-basisphénoïde; — *arcs neuraux :* grandes ailes du sphénoïde, temporaux et pariétaux; — *apophyses transverses :* apophyses mastoïdes.

III. Vertèbre sphéno-frontale : *Corps :* præ-basisphénoïde; — *arcs neuraux :* petites ailes du sphénoïde et frontal; — *apophyses transverses :* apophyses orbitaires externes.

IV. Vertèbre nasale : *Corps :* lame perpendiculaire de l'ethmoïde; — *arcs neuraux*, lame criblée; — *apophyses transverses :* masses latérales.

Les éléments du squelette viscéral se rattachaient en outre à ces vertèbres, à titre d'arcs hémaux.

Mais de nombreuses objections s'élevèrent contre cette théorie, émises surtout par Gegenbaur, à l'occasion de ses recherches sur le crâne des Sélaciens, par Huxley, par Parker et Bettany et par Hæckel.

De ces objections, dont certaines ont été levées par les études plus récentes (comme l'absence de mésomères, la distinction d'une partie pré-chordale, la continuité de la coulée cartilagineuse primitive), les deux plus importantes sont les suivantes, qui semblent fatales à la théorie telle que nous venons de l'exposer : 1° les vertèbres crâniennes comprises comme plus haut assimilent des os de membrane à des os de cartilage ; 2° elles sont établies uniquement par l'anatomie comparée sans s'appuyer sur l'ontogénie.

Il faut donc, pour arriver au résultat cherché, se placer à d'autres points de vue. Malheureusement le développement du crâne donne fort peu de choses. On a cependant trouvé deux ou trois formations analogues aux disques intervertébraux à la partie postérieure du crâne.

L'étude des connexions jette plus de lumière sur ce sujet. C'est d'abord l'étude des nerfs crâniens dont certains peuvent être homologués aux nerfs rachidiens; leurs orifices de sortie du crâne sont comparables aux trous de conjugaison, et permettent de délimiter les vertèbres successives. C'est enfin l'étude de la corde dorsale. Celle-ci présente entre les vertèbres du tronc des renflements intermédiaires. Kölliker et Michalcowickz ont trouvé dans la portion céphalique de la notochorde des renflements analogues, sur le nombre desquels on n'est d'ailleurs pas fixé. Il y aurait donc dans la tête une segmentation vertébrale réelle. Mais cette dernière connexion n'est applicable qu'à la portion chordale. On reste dans le doute relativement à la portion préchordale, qui, nous l'avons déjà dit, ne se distingue en rien, cependant, au point de vue de la constitution métamérique, de la région occupée par la corde.

5° Fentes branchiales. — Les fentes branchiales sont, avons-nous dit plus haut, caractéristiques de la région céphalique. C'est du moins dans cette seule région qu'elles arrivent à se former entièrement et à mettre en communication le tube digestif avec l'extérieur.

Rappelons leur mode de développement: Elles sont produites par une évagination entodermique, qui vient au-devant d'une invagination exodermique correspondante, et s'ouvre finalement au-dehors. Houssay compare cette formation à celle qui donne le mésoblaste et le parablaste ; il la considère comme un dernier feuillet qu'il nomme le *métablaste*. Un point important à noter est que cette dernière sortie entodermique ne peut se produire aux mêmes niveaux que les précédentes, niveaux maintenant obstrués par les productions qui se sont formées à leur place (mésomères, myotomes, somites, sclérotomes, parablaste [voir plus loin]); aussi se fait-elle dans l'intervalle.

Les branchies apparaissent donc non pas dans les métamères, mais dans leur intervalle ; elles sont intermétamériques.

Ce sont les organes métamérisés les mieux fixés. Houssay les a mises en évidence dans tous les segments céphaliques :

1° La fossette olfactive serait l'invagination ectodermique de la première branchie (Marshall) ;

2° La seconde branchie donnerait également par sa partie ectodermique l'hypophyse (Dohrn) et la vésicule cristallinienne (Houssay);

3° Les branchies du troisième somite, en s'unissant sur la ligne médiane, auraient donné naissance à la bouche (Dohrn);

4° La branchie du quatrième segment (postorale), n'est apparente que dans les stades très jeunes ;

5° Celle du cinquième segment est l'évent, qui reste net chez les Sélaciens, mais entre en régression dans les autres types ;

6° La branchie hyoïdienne disparaît toujours;

7° La septième branchie (auriculaire) disparaît aussi de façon très précoce et ne s'ouvre même jamais ;

8° Les branchies suivantes sont les vraies branchies, dont le nombre varie suivant les types. Cette variation même nous montre qu'il n'y a pas une distinction essentielle et primordiale entre les métamères céphaliques et les segments du tronc. Il est permis de supposer qu'à un stade du déve-

loppement phylogénique, tous les métamères possédaient des branchies. Celles-ci ont disparu dans les métamères postérieurs ; elles n'ont persisté qu'en avant, c'est-à-dire dans la région du contact avec l'eau la plus pure, la plus aérée. Cette persistance a caractérisé les segments céphaliques ; elle a pu être plus ou moins complète, c'est-à-dire intéresser un plus ou moins grand nombre de segments, d'où une extension variable de la tête. Tout récemment, Houssay a retrouvé des évaginations entodermiques dans tout le tronc, évaginations qu'il considère comme représentant les rudiments des fentes branchiales. Il y aurait donc une homodynamie originelle absolue dans les segments du tronc.

Rappelons à ce propos que Dohrn considère l'anus comme le résultat de la soudure de deux fentes branchiales.

6° Neurotomes et nerfs. — La segmentation du système nerveux se manifeste : 1° dans le système central ; 2° dans le système périphérique.

1° Le *système nerveux central* apparaît d'abord sous forme d'un tube continu, issu de l'épiblaste, non métamérisé et s'étendant sur tout le corps. Mais de bonne heure, des renflements apparaissent en face de chaque myotome, et accusent dans la moelle une métamérie évidente, qui semble disparaître toujours plus tard.

Cette neurotomie se retrouve avec plus de netteté encore et persiste plus ou moins dans le cerveau. Elle suit avec un parallélisme absolu la myotomie dans la même région. Il existe d'abord une, puis deux, puis trois vésicules cérébrales, avec autant de myotomes placés au même niveau ; plus tard les trois segments vont en donner 6, correspondant à la formation de 3 nouveaux myotomes. A ce stade on reconnaît les cinq parties du cerveau, que nous avons énumérées au chapitre XV. De plus, le myélencéphale, au lieu d'être simple, est en réalité divisé en deux neurotomes, le myélencéphale antérieur et le myélencéphale postérieur. Voici quelle est la correspondance des neurotomes avec les branchies :

Protencéphale....................	Nasale.
Thalamencéphale................	Cristallo-hypophysaire.
Mésencéphale......................	Bouche.
Métencéphale......................	Spiraculaire. Hyoïdienne. Auriculaire.
Myélencéphale antérieur.........	1re fente branchiale.
— postérieur.........	2e — 3e — 4e —

C'est là que s'arrête la neurotomie. La segmentation du métencéphale et du myélencéphale postérieur n'est indiquée que par l'apparition de nerfs et de ganglions.

2° Nous avons déjà esquissé, au chapitre relatif au système nerveux, l'histoire du développement et de la métamérisation du système nerveux périphérique. Rappelons qu'il naît, de chaque côté du canal neural, comme une lamelle longitudinale, décollée de l'exoderme, insegmentée dans toute son étendue, et qu'il suit le mouvement de fermeture de la gouttière. Quand celle-ci est close, les deux lames neuro-épithéliales se rejoignent au sommet du tube nerveux, et forment la crête neurale de Balfour. Bientôt la formation des neurotomes détermine des ruptures dans la crête neurale, qui se trouve dès lors segmentée, comme le tube neural lui-même. Ces segments se multiplient plus tard, et ils deviendront les racines dorsales des nerfs.

Les segments de la crête neurale sont d'ailleurs placés entre les neurotomes, c'est-à-dire au niveau des étranglements.

Chaque racine dorsale est donc attachée *derrière* le neurotome de son segment ; ce n'est que plus tard qu'elle vient s'insérer sur son neurotome même.

Le même mode de développement et de métamérisation se retrouve dans la tête, et, à l'origine, rien ne différencie les racines crâniennes des racines rachidiennes. Ce n'est que secondairement que se produisent les différences.

Sur chaque côté du corps, existe un épaississement épidermique longitudinal, faisant primitivement partie de l'épaississement neuro-épithélial qui a formé la crête neurale, mais qui n'a pas été entraîné avec cette dernière, au moment de la fermeture de la gouttière médullaire; il aboutit à la formation d'un *cordon latéral* (fig. 651, *nl*). Houssay le décrit d'abord comme continu; mais, comme pour le mésoderme, et pour la plupart des parties

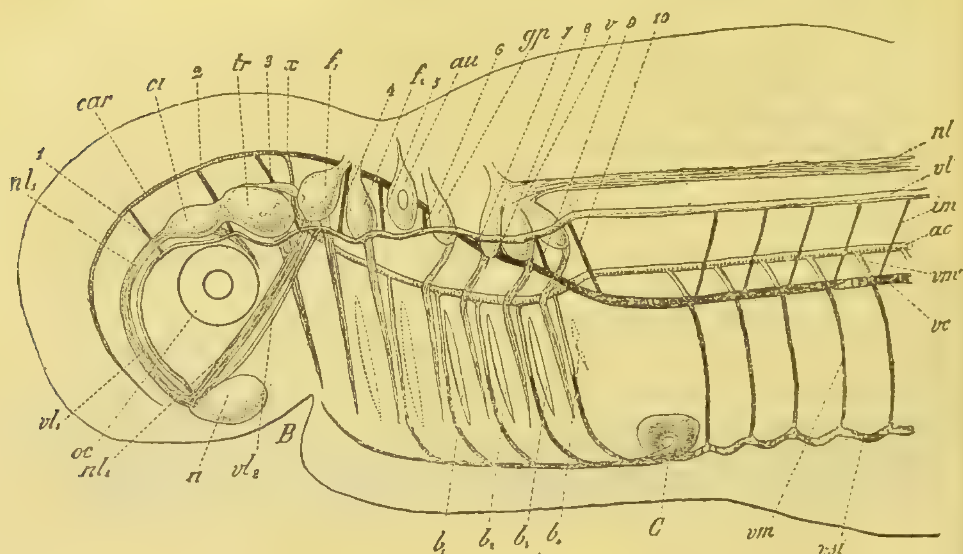


Fig. 651. — Schéma de la tête et de la partie antérieure du tronc d'un embryon de Vertébré (*Axolotl*) : — *B*, bouche; *oc*, œil; b_1 — b_4, fentes branchiales; — *système nerveux: nl*, nerf latéral; nl_1, nl_2 rameaux nerveux supra- et infra-orbitaires; *n*, ganglion nasal; *ci*, g. ciliaire; *tr*, g. du trijumeau; f_1, f_2, les deux ganglions du facial; *au*, g. auditif; *gp*, g. du glosso-pharyngien; *v*, g. du vague; — *système circulatoire : vl*, vaisseau latéral; vl_1, vl_2, ses deux branches orbitaires; *ao*, aorte : *vc*, veine cardinale postérieure; *vsi*, veine sous-intestinale; *vm*, vaisseaux de Mayer; *vm'*, leurs prolongements mettant en communication l'aorte et la veine cardinale; *im*, vaisseaux intermétamériques; *C*, cœur; *x*, point d'union de l'aorte et de la veine cardinale, pour former la carotide, *car; 1-10*, vaisseaux intermétamériques de la tête (d'après les mémoires et la note de Houssay).

métamérisées, il est à croire que c'est un cas d'accélération embryogénique, qui a été précédé, phylogéniquement, par un type segmenté.

Il est d'ailleurs permis de supposer que l'origine phylétique est liée à la nécessité de la formation d'un organe sensoriel destiné à surveiller l'état de l'eau qui traverse les branchies. L'origine du cordon latéral est donc en définitive à rechercher dans les organes des sens branchiaux, primitivement répartis, comme les branchies elles-mêmes, dans tous les segments. Quoi qu'il en soit, il s'étend d'une extrémité à l'autre.

Dans la région du tronc, il ne se segmente jamais, par suite de la disparition des branchies. De plus, les racines dorsales des nerfs spinaux ne se mettent jamais en relation avec lui, et il forme le *grand nerf latéral* (*nl*) qui, chez les Vertébrés aquatiques, innerve les organes de la ligne latérale, et disparaît chez les Vertébrés aériens.

Dans la tête, les connexions sont tout autres :

1° L'apparition de l'œil, qui, on se le rappelle, émigre de la fossette cérébrale primitive vers l'extérieur, se fait au niveau du cordon latéral; ce dernier, pour lui laisser la place, se divise en deux rameaux (nl_1, nl_2) passant l'un au-dessus, l'autre au-dessous de l'œil;

2° L'apparition des fentes branchiales sectionne le cordon latéral, et le divise en portions métamériques, dont chacune devient un *ganglion;*

3° Les racines dorsales viennent se mettre en rapport avec ces ganglions, qui deviennent les *ganglions crâniens*, caractéristiques des nerfs crâniens proprement dits. Par un phénomène secondaire, les divers ganglions peuvent se fusionner avec leurs voisins (voir la figure 651 et l'énumération des ganglions crâniens, p. 1084).

7° Appareil circulatoire. — L'appareil circulatoire est, par la plupart des auteurs, considéré comme dérivé tout entier du mésoblaste.

Les recherches les plus récentes (Houssay, Hoffmann) montrent qu'il est au contraire tout à fait indépendant des mésomères primitifs : il dérive directement de l'endoderme, par un processus tout à fait analogue à celui qui donne naissance au mésoblaste proprement dit, et Houssay a proposé de le considérer comme dépendant d'un feuillet spécial, le *parablaste*, de même valeur que le mésoblaste. Sa première ébauche est constituée par une série de plaques, nettement *métamérisées dès l'origine*, et placées au niveau des myotomes.

Dans ces plaques on peut distinguer de chaque côté trois régions : l'une dorsale, l'autre ventrale, la troisième prenant contact avec l'ectoderme, au niveau du cordon nerveux latéral.

Plus tard, il se produit des fusions bout à bout, de façon à donner trois cordons longitudinaux s'étendant tout le long du corps. Ces cordons se creusent enfin d'une cavité centrale, et deviennent chacun un vaisseau. Il y a donc typiquement, de chaque côté du corps, trois vaisseaux longitudinaux (fig. 651) :

1° Un vaisseau dorsal (aorte et veine cardinale confondues);

2° Un vaisseau ventral (*vsi*) (veine sous-intestinale);

3° Un vaisseau latéral (*vl*) situé au-dessous du nerf latéral;

Les deux premiers sont unis entre eux par des vaisseaux transverses, placés en face de la partie postérieure de chaque myotome, les *vaisseaux de Mayer* (*vm*).

Le vaisseau latéral communique avec le vaisseau dorsal par des vaisseaux situés entre les myotomes, c'est-à-dire intermétamériques (*im*).

Partant de ce schéma primitif très simple, voyons ce qui se passe d'abord dans le tronc, puis dans la tête :

1° Dans le tronc, peu de changements, mais la veine cardinale se sépare de l'aorte (*ao*) et forme de chaque côté un quatrième vaisseau (*vc*), qui demeure attaché à l'aorte par de petits filets métamériques (*vm'*). C'est la veine cardinale qui reçoit dans cette région les vaisseaux de Mayer et les vaisseaux intermétamériques. Toutes ces parties demeurent visibles à l'état adulte chez l'Axolotl.

2° En ce qui concerne la tête, nous devons y distinguer deux régions :

a) Dans la région postérieure (région branchiale, jusqu'au facial), la veine cardinale et l'aorte sont encore séparées, mais leurs connexions sont un peu différentes de ce que nous venons de voir dans le tronc : les vaisseaux intermétamériques continuent à déboucher dans la veine cardinale, mais les vaisseaux de Mayer arrivent dans l'aorte (b_1 — b_4). Ils passent entre les fentes branchiales, et ce sont eux qui constituent les vaisseaux branchiaux ou arcs aortiques. La formation du cœur sur la veine sus-intestinale, au niveau de la séparation de la tête et du tronc, entraîne aussi un changement dans la direction du sang. Il va de haut en bas en arrière, de bas en haut dans les vaisseaux branchiaux. Le vaisseau latéral continue son trajet, conservant avec les ganglions crâniens les mêmes connexions qu'avec le nerf latéral, et affirmant ainsi l'homodynamie de ces parties.

b) Dans la région antérieure de la tête, l'aorte et la cardinale ne se sépa-

rent pas; elles restent unies pour former la *carotide interne* (*car*), reste de l'état primitif du vaisseau dorsal.

Le vaisseau latéral se continue, mais se divise, comme le nerf latéral, au niveau de l'œil en deux branches, dont la supérieure reste unie à la carotide par trois vaisseaux transverses équivalents aux vaisseaux intermétamériques : l'un entre le facial et le trijumeau (il devient l'*artère choroïdienne*), l'autre entre le trijumeau et le ciliaire (artère centrale de la rétine), le troisième entre le ciliaire et le nasal.

L'homodynamie est donc établie d'une façon complète entre le système circulatoire de la tête et du tronc.

En résumé, nous retrouvons dans la plupart des systèmes d'organes, le même rythme de métamérisation dans le tronc et dans la tête; les légères modifications qui se présentent s'expliquent facilement par la situation spéciale de la tête, et son rôle tout particulier. On est donc en droit de considérer l'ensemble des segments antérieurs comme rigoureusement homodyname aux suivants. La tête résulte non pas d'une différenciation originelle, mais d'une spécialisation, secondairement acquise.

Nous aurions maintenant à rechercher si, d'une manière générale, l'embranchement des Vertébrés se rattache d'une façon plus ou moins intime à un des embranchements précédemment étudiés.

On a, depuis longtemps, mentionné les points importants qui rattachent les Chordata aux Annélides.

La comparaison des deux groupes est très nette dans les grandes lignes, du moins dans la constitution anatomique des divers organes. La ressemblance étroite qui se manifeste dans l'appareil excréteur, l'identité de la segmentation métamérique, l'homologie des organes sensoriels branchiaux avec les organes latéraux signalés par Eisig chez les *Capitellidés*, sont autant de rapports d'une importance incontestable.

Mais si l'on pénètre dans le détail, la comparaison devient difficile. On a dû depuis longtemps renoncer à retrouver la trace de l'ancien tube digestif dans l'épiphyse et l'hypophyse; il faut donc renoncer à voir dans le cerveau antérieur le représentant des ganglions cérébroïdes; de même la tête préorale, constituée comme le reste du corps, ne saurait plus être comparée au prostomium des Annélides. Il est difficile, sans nouvelle preuve, de se laisser convaincre par les hypothèses un peu forcées qui ont été émises jusqu'ici.

S'il est impossible de nier les rapports des deux groupes, rapports qui nous ont amené à les ranger l'un et l'autre dans la série des Néphridiés, il est prudent de réserver son opinion pour une identification plus complète.

Les deux embranchements ont dû se séparer bien plus tôt qu'on ne l'a cru jusqu'ici, dès le stade de gastrula peu modifiée peut-être, et évoluer ensuite séparément. Des formes de passage n'ont pas été jusqu'ici trouvées d'une façon bien nette; peut-être ont-elles disparu à travers les périodes géologiques, détruites par la sélection naturelle, qui a dû agir avec intensité sur des animaux à évolution rapide comme les Chordata; il se pourrait aussi que certaines de ces formes aient persisté et aient échappé jusqu'ici aux investigations de la science. On peut en tout cas espérer que ce problème complexe sera élucidé par les recherches futures, espérance légitimée par les progrès remarquables déjà réalisés par les magnifiques travaux qu'a inspirés cette question dans ces dernières années.

FIN.

TABLE DES MATIÈRES

PLACEMENT DES PLANCHES

TABLE ALPHABÉTIQUE.

TABLE ALPHABÉTIQUE

FIN DE LA TABLE ALPHABÉTIQUE.

ADDITIONS ET CORRECTIONS

Page 242, ligne 12. D'après les recherches plus récentes de Hæckel. le *Tenerantha connectens* est une Stansoméduse, et ses prétendues épaulettes vibratiles sont des bandes de nématophores. Elle ne constitue donc pas un lien entre les Méduses et les Cténophores, qui sont surtout reliés par la *Ctenaria* (Anthoméduse).

Page 531. Retourner la figure.

Page 384, ligne 18 en remontant, *au lieu de :* hémocianique, *lire :* hémocyanine.

Page 123. Retourner la figure B.

Page 521. Dans l'explication de la figure, *au lieu de : concretica, lire: concentrica.*

Page 608, ligne 12. Au sujet de la torsion chez les Gastéropodes, *lire :* la récente communication de Lang (Vierteljahrsschrift der naturf. Gesell. in Zurich, t. XXXVII).

Page 659, ligne 1, *lire : Pterocera lambis, au lieu de : Sthrombus bubrinis* et réciproquement.

Page 709, ligne 16. BOUVIER, dans une communication récente (C. R., 1892), a décrit la commissure viscérale des *Néritidés* qui avait passée inaperçue. Ce groupe rentre donc dans le type général.

8747-91. — Corbeil. Imprimerie Crété.

1re Série. — N° 474. Octobre 1892

BULLETIN MENSUEL DES NOUVELLES PUBLICATIONS DE LA LIBRAIRIE

J.-B. BAILLIÈRE ET FILS

19, RUE HAUTEFEUILLE, 19, PARIS

ENSEIGNEMENT CLASSIQUE

ZOOLOGIE

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES

PAR MM.

Mathias DUVAL
Professeur à la Faculté de médecine de Paris et à l'École des beaux-arts

Paul CONSTANTIN
Agrégé des sciences naturelles, professeur au lycée de Rennes

Ouvrage rédigé conformément aux programmes officiels du 28 janvier 1890 pour la classe de Philosophie, et à ceux de 1891 pour l'Enseignement secondaire moderne

1 vol. in-8, de 550 pages, avec 472 figures.................................. 6 fr.

Cet ouvrage est le fruit de l'expérience que les deux auteurs ont acquise dans l'enseignement. M. Mathias DUVAL est l'auteur du *Cours de Physiologie* de KUSS et DUVAL, qui est entre les mains de tous les professeurs. M. Paul CONSTANTIN, familier avec les besoins de l'enseignement secondaire, et cédant à un vœu souvent exprimé par ses collègues, a apporté dans la rédaction de ce livre, spécialement destiné aux élèves, des qualités de clarté et de précision qui seront justement appréciées.

Ce nouvel ouvrage comprend à la fois l'anatomie et la physiologie humaines, l'anatomie et la physiologie comparées. Une innovation, qui sera remarquée, consiste dans les courtes notices biographiques consacrées aux savants dont les noms sont cités.

Environ 500 figures intercalées dans le texte, les unes dessinées d'après nature, les autres schématiques, ajoutent à la facilité de la démonstration.

ÉLÉMENTS D'ANATOMIE COMPARÉE

Par Rémy PERRIER
Agrégé des sciences naturelles, professeur au lycée Michelet

1 vol. in-8, de 1,000 pages, avec 600 figures................................. 20 fr.

TRAITÉ ÉLÉMENTAIRE D'HISTOIRE NATURELLE

Par Léon GÉRARDIN, professeur à l'école Turgot et à l'école Monge

1893, 1 volume in-8 de 800 pages, avec 600 figures. — *Paraîtra en Novembre* 1892

MANIPULATIONS DE ZOOLOGIE

GUIDE POUR LES TRAVAUX DE DISSECTION

Par le Dr P. GIROD
Professeur à la Faculté des sciences de Clermont-Ferrand, lauréat de l'Institut

1 vol. gr. in-8, avec 57 planches noires et coloriées, cart.................... 20 fr.

On tend de plus en plus aujourd'hui, dans l'enseignement des sciences naturelles, à donner aux *travaux pratiques* la large place qu'ils méritent. C'est pour répondre à ces nouveaux programmes, pour diriger l'élève dans ces dissections anatomiques qui viennent contrôler et compléter les leçons théoriques, que ce livre a été rédigé.

Séparément :

Animaux vertébrés. 1 vol. gr. in-8, avec 32 pl. noires et col., cart...... 10 fr.
Animaux invertébrés. 1 vol. gr. in-8, avec 25 pl. noires et col., cart.... 10 fr.

ÉLÉMENTS DE ZOOLOGIE

Par H. SICARD, professeur et doyen de la Faculté des sciences de Lyon

1 vol. in-8, de 850 p., avec 758 fig., cart.................................. 20 fr.

Traité de zoologie agricole et industrielle comprenant la pisciculture, l'ostréiculture, l'apiculture et la sériciculture, par P. BROCCHI, maître de conférences à l'Institut agronomique. 1886, 1 vol. gr. in-8 de 984 pages, avec 63 fig., cart. 18 fr.

La Géographie zoologique, par TROUESSART. 1890, 1 vol. in-16, 338 pages, 63 figures et 2 cartes (*Bibliothèque scientifique contemporaine*)........ 3 fr. 50

L'esprit de nos bêtes, par E. ALIX, lauréat de la Société protectrice des animaux. 1 vol. gr. in-8 de 650 pages, avec 121 figures........................... 12 fr.

ENVOI FRANCO CONTRE UN MANDAT SUR LA POSTE

PHYSIQUE ET CHIMIE

DICTIONNAIRE D'ÉLECTRICITÉ
ET DE MAGNÉTISME

COMPRENANT

LES APPLICATIONS AUX SCIENCES, AUX ARTS ET A L'INDUSTRIE

Par Julien LEFÈVRE

Agrégé des sciences physiques, professeur au lycée de Nantes

Introduction par **E. BOUTY**, professeur à la Faculté des sciences de Paris

1 vol. gr. in-8 à 2 colonnes d'environ 1,000 p., avec environ 1,000 fig.... 25 fr.

Le *Dictionnaire d'Électricité et de Magnétisme* est une véritable encyclopédie, où le lecteur trouvera un exposé complet des principes admis aujourd'hui, ainsi que la description de toutes les applications.

Le *Dictionnaire d'Électricité et de Magnétisme*, écrit immédiatement après l'Exposition universelle de 1889, composé et imprimé tout entier en moins de dix-huit mois, est le seul ouvrage de ce genre qui soit au courant des découvertes les plus nouvelles, et qui fasse connaître les appareils et les applications qui se sont produits récemment, tant en France qu'à l'étranger.

La photographie et ses applications aux sciences, aux arts et à l'industrie, par Julien LEFÈVRE. 1 vol. in-16 de 350 p., avec 100 fig.................. 3 fr. 50

NOUVEAU DICTIONNAIRE DE CHIMIE

COMPRENANT

LES APPLICATIONS AUX SCIENCES, AUX ARTS, A L'AGRICULTURE ET A L'INDUSTRIE

Par Émile BOUANT

Agrégé des sciences physiques, professeur au lycée Charlemagne

Avec une introduction par M. TROOST (de l'Institut)

1 vol. in-8, de 1.160 p., avec 650 fig.. 25 fr.

La galvanoplastie, le nickelage, l'argenture, la dorure et l'électro-métallurgie, par E. BOUANT. 1 vol. in-16 de 308 pages, avec 34 figures.................... 3 fr.

Les théories et les notations de la chimie moderne, par A. de SAPORTA, introduction par C. FRIEDEL, de l'Institut. 1 vol. in-16 de xvi-336 p., avec fig.... 3 fr. 50

Traité expérimental d'électricité et de magnétisme, par J.-E.-H. GORDON, introduction par M. A. CORNU, membre de l'Institut, professeur de physique à l'École polytechnique. 2 vol. in-8, ensemble 1,332 p., avec 58 pl. et 371 fig. 36 fr.

MANIPULATIONS DE CHIMIE

GUIDE POUR LES TRAVAUX PRATIQUES DE CHIMIE

Par E. JUNGFLEISCH, Professeur au Conservatoire des Arts et Métiers

2[e] *édition*. 1 vol. gr. in-8, de 1,180 p., avec 374 fig., cart.................. 25 fr.

Cet ouvrage fournit à ceux qui commencent l'étude pratique de la chimie les renseignements techniques nécessaires à l'exécution des opérations les plus importantes. Il expose les conditions dans lesquelles chaque expérience doit être faite, les difficultés et les accidents auxquels elle peut donner lieu, les causes d'insuccès qu'on y rencontre, les moyens à mettre en œuvre pour en assurer le résultat. Il servira de guide dans toutes les écoles où l'on voudra organiser des manipulations de chimie.

MANIPULATIONS DE PHYSIQUE

COURS DE TRAVAUX PRATIQUES

Par H. BUIGNET, Professeur à l'École supérieure de pharmacie de Paris

1 vol. gr. in-8, de 800 p., avec 265 fig. et 1 pl. col., cart.................... 16 fr.

Aide-mémoire de physique, par L. JAMMES. 1892, 1 vol. in-18 de 300 p., avec 112 fig., cart.. 3 fr.

Aide-mémoire de chimie, par L. JAMMES. 1892, 1 vol. in-18 de 279 p., avec 53 fig., cart.. 3 fr.

Aide-mémoire d'analyse chimique, par L. JAMMES. 1892, 1 vol. in-18 de 288 p., avec 67 fig., cart.. 3 fr.

LECTURES SCIENTIFIQUES

A.-E. BREHM

LES MERVEILLES DE LA NATURE

L'HOMME ET LES ANIMAUX

10 vol. gr. in-8 de chacun 800 pages, avec 7,000 fig. et 76 pl.............. 110 fr.

Les races humaines, par le Dr VERNEAU, assistant au Muséum d'histoire naturelle. 1 vol. gr. in-8 de 700 p., avec 500 fig.. 11 fr.

Les Mammifères. par Z. GERBE. 2 vol. grand in-8, avec 800 fig. et 40 pl. 22 fr.

Les Oiseaux. par Z. GERBE. 2 vol. gr. in-8, avec 500 fig. et 40 pl.......... 22 fr.

Les Reptiles et les Batraciens. 1 vol. gr. in-8, avec 524 fig. et 20 pl.. 11 fr.

Les Poissons et les Crustacés. par E. SAUVAGE et J. KUNCKEL D'HERCULAIS. 1 vol. gr. in-8, avec 690 figures et 20 pl.. 11 fr.

Les Insectes, les Myriapodes et les Arachnides, par J. KUNCKEL D'HERCULAIS. 2 vol. gr. in-8, avec 2,000 fig. et 36 pl.......................... 22 fr.

Les Vers, les Mollusques, les Echinodermes, les Zoophytes et les Protozoaires, par A.-T. de ROCHEBRUNE. 1 vol. gr. in-8, avec 1,200 fig. et 20 pl. 11 fr.

Chaque volume se vend séparément

Broché............ 11 fr. — Relié en demi-chagrin, plats toile, tr. dorée. 16 fr.

EN COURS DE PUBLICATION :

La terre, les mers et les continents, par F. PRIEM, agrégé des sciences naturelles, professeur au lycée Henri IV, 1 volume, 22 séries à 50 centimes.

EN PRÉPARATION :

Le monde avant l'apparition de l'homme, par F. PRIEM. 1 volume.

Le monde des plantes, par P. CONSTANTIN, agrégé des sciences naturelles, professeur au lycée de Rennes. 2 volumes.

LE MONDE VU PAR LES SAVANTS

DU XIXe SIÈCLE

Par G. DALLET

Un vol. de 1,000 p. grand in-8 à deux colonnes, avec 800 figures........... 18 fr.
Cartonné, tranches dorées... 22 fr.

Le Monde vu par les savants s'adresse à tous ceux, petits ou grands, qui sont curieux des choses de la nature, qui cherchent dans les lectures sérieuses des joies douces et des émotions vraies : à ceux qui ne possèdent sur l'histoire de notre globe aucune notion positive, il apportera profit et plaisir, une instruction amusante et un amusement instructif, il exercera l'active curiosité de l'enfance ; il sera un sujet de méditation pour l'âge mûr ; mis à la portée de tous, il répandra partout, au foyer de la famille, les salutaires leçons de la science.

LES SCIENCES NATURELLES ET L'ÉDUCATION

Par Th. HUXLEY, membre de la Société royale de Londres

1 vol. in-16 de 350 pages (*Bibliothèque scientifique contemporaine*)...... 3 fr. 50

Utilité de travailler au développement des connaissances naturelles. — De l'éducation libérale. — De l'éducation scientifique. — Valeur des sciences naturelles au point de vue de l'éducation. — Education médicale. — Nihilisme administratif. — Ce que doit enseigner l'Ecole. — Les universités, le rêve et la réalité. — L'éducation universitaire. — L'éducation technique. — Science et culture.

JEUX ET RÉCRÉATIONS SCIENTIFIQUES

APPLICATIONS USUELLES

DES MATHÉMATIQUES, DE LA PHYSIQUE, DE LA CHIMIE ET DE L'HISTOIRE NATURELLE

Par le Dr A. HÉRAUD

1 vol. in-18 jésus, de 700 pages, avec 250 figures, cart......................... 6 fr.

ENVOI FRANCO CONTRE UN MANDAT SUR LA POSTE

GÉOGRAPHIE PHYSIQUE. GÉOLOGIE. PALÉONTOLOGIE

ÉLÉMENTS DE PALÉONTOLOGIE

Par Félix BERNARD

Assistant au Muséum d'histoire naturelle

1 vol. in-8, de 900 pages, avec 250 figures .... 20 fr.

ÉLÉMENTS DE GÉOLOGIE

Par Ch. CONTEJEAN, professeur à la Faculté des sciences de Poitiers

1 vol. in-8, de 750 pages, avec 467 figures .... 16 fr.

LA TERRE

LES MERS ET LES CONTINENTS

GÉOGRAPHIE PHYSIQUE, GÉOLOGIE ET MINÉRALOGIE

Par F. PRIEM, professeur au lycée Henri IV

1 vol. gr. in-8 de 750 p., avec environ 650 fig. .... 11 fr.

L'évolution des formes animales avant l'apparition de l'homme, par F. Priem, agrégé des sciences naturelles, professeur au lycée Henri IV. 1 vol. in-16, 380 pages, 175 figures (*Bibliothèque scientifique contemporaine*) .... 3 fr. 50

L'ancienneté de l'homme prouvée par la géologie, par Ch. Lyell. *Troisième édition* française, revue et corrigée par le Dr E. Hamy, professeur au Muséum d'histoire naturelle. 1 vol. in-8 de xvi-560 p., avec 68 fig. .... 9 fr.

Hommes fossiles et hommes sauvages. Etudes d'anthropologie, par A. de Quatrefages, membre de l'Institut, professeur au Muséum. 1 vol. grand in-8 de xii-644 pages, avec 209 figures, 15 fr. Cartonné .... 18 fr.

Le monde avant la création de l'homme, ou le Berceau de l'univers, par Zimmermann. 1 vol. gr. in-8, avec 250 fig. et 3 planches .... 10 fr.

Aide-mémoire de minéralogie et de géologie, par L. Jammes. 1892, 1 vol. in-18 de 279 p., avec 124 fig., cart .... 3 fr.

Géologie des environs de Paris, par Stanislas Meunier, professeur au Muséum d'Histoire naturelle. 1 vol. in-8 de 520 pages, avec 112 figures .... 10 fr.

Eléments de géologie, par L.-R. Lecanu, professeur à l'Ecole de pharmacie de Paris. *Deuxième édition*. 1 vol. in-18 .... 3 fr.

Les Vosges, le sol et les habitants, par G. Bleicher, professeur d'histoire naturelle à l'Ecole de Nancy. 1889, 1 vol. in-16 de 326 p., avec 50 fig. (*Bibliothèque scientifique contemporaine*) .... 3 fr. 50

Les Alpes françaises, les montagnes, les eaux, les phénomènes de l'atmosphère, par Albert Falsan. 1893, 1 vol. in-16, 288 p., avec 52 fig. (*Bibliothèque scientifique contemporaine*) .... 3 fr. 50

Les Alpes françaises, la flore et la faune, par Albert Falsan. 1893, 1 vol. in-16, avec 60 fig. .... 3 fr. 50

Traité des roches, considérées au point de vue de leur origine, de leur composition, de leur gisement et de leurs applications à la géologie et à l'industrie, suivi de la description des minerais qui fournissent les métaux utiles, par H. Coquand, professeur à la Faculté des sciences de Marseille. 1 vol. in-8, avec fig. ...... 7 fr.

Géographie botanique. Influence du terrain sur la végétation, par Ch. Contejean. In-8, 144 pages .... 3 fr. 50

Les minéraux utiles et l'exploitation des mines, par Knab, ingénieur, répétiteur de métallurgie à l'Ecole centrale des Arts et manufactures. 1 vol. in-16 de 358 pages, avec 75 figures (*Bibliothèque scientifique contemporaine*)... 3 fr. 50

Principes de philosophie positive, par Auguste Comte, précédés de la Préface d'un disciple et suivis d'une étude sur les Progrès du Positivisme, par E. Littré. 1890, 1 vol. in-16 de 236 pages (*Bibliothèque scientifique contemporaine*). 3 fr. 50

ANATOMIE — PHYSIOLOGIE

LES MERVEILLES DU CORPS HUMAIN

SA STRUCTURE ET SES FONCTIONS

Par E. COUVREUR

1892. 1 vol. in-16, de 350 p., avec 100 fig. (*Bibl. scient. contemp.*)....... 3 fr. 50

LE CORPS HUMAIN

STRUCTURE ET FONCTIONS

FORMES EXTÉRIEURES, RÉGIONS ANATOMIQUES, SITUATION, RAPPORTS ET USAGES DES APPAREILS ET ORGANES QUI CONCOURENT AU MÉCANISME DE LA VIE

PAR

E. CUYER | **Dr G.-A. KUHFF**

1 vol. gr. in-8 de 376 p. de texte et un atlas de 25 pl. coloriées, découpées et superposées. Ensemble, 2 vol. gr. in-8, cart................................. 70 fr.

Aide-mémoire de physiologie, par le professeur Paul Lefert, 2e édition. 1 vol. in-18, cart.. 3 fr.

Cours de physiologie, par le Dr Mathias Duval, professeur à la Faculté de médecine de Paris et à l'École des Beaux-Arts. 7e édition du *Cours de Physiologie* de Kuss et Duval. 1 vol. in-18 jésus de VIII-712 p., avec 206 fig., cart......... 8 fr.

Physiologie et hygiène des écoles, des collèges et des familles, par le professeur J.-C. Dalton. 1 vol. in-18 jésus de 510 p., avec 68 fig., cart........ 4 fr.

Nouveaux éléments de physiologie humaine, comprenant les principes de la physiologie comparée et de la physiologie générale, par H. Beaunis, professeur de physiologie à la Faculté de médecine de Nancy. *Troisième édition*, 2 vol. gr. in-8, ensemble 1,484 p., avec 513 fig., cart............................ 25 fr.

Aide-mémoire de micrographie et de zoologie, par L. Jammes. 1892, 1 vol. in-18 de 288 p., avec 120 fig., cart...................................... 3 fr.

Le microscope et ses applications à l'étude des végétaux et des animaux, par E. Couvreur. 1888, 1 vol. in-16 de 350 pages, avec 75 figures (*Bibliothèque scientifique contemporaine*).. 3 fr. 50

La cellule animale, sa structure et sa vie, étude biologique et pratique par J. Chatin, professeur-adjoint d'histologie à la Faculté des sciences de Paris, Membre de l'Académie de Médecine. 1 vol. in-16 de 304 pages, avec 149 fig. (*Bibliothèque scientifique contemporaine*) .... 3 fr. 50

Manuel de vivisections, par Ch. Livon, professeur à l'École de médecine de Marseille. 1 vol. in-8 de 343 p., avec 117 fig. noires et color.................... 7 fr.

La physionomie chez l'homme et chez les animaux, dans ses rapports avec l'expression des émotions et des sentiments, par S. Schack, major de l'armée danoise. 1 vol. in-8, avec 154 fig.. 7 fr.

Mécanisme de la physionomie humaine, analyse électro-physiologique de l'expression des passions, par le Dr Duchenne (de Boulogne). *Deuxième édition*, 1 vol. in-8 de XII p., 9 planches photographiées représentant 144 fig...... 20 fr.

ANATOMIE ARTISTIQUE DU CORPS HUMAIN

PAR

Dr FAU | **E. CUYER**

1 vol. in-8 de 208 p., avec 41 fig. et 17 pl.

Fig. noires.................. 6 fr. | Fig. coloriées.............. 12 fr.

LE DESSIN ET LA PEINTURE

Par Edouard CUYER

1 volume in-18 jésus, de 400 pages, avec 200 figures....................... 5 fr.

ENVOI FRANCO CONTRE UN MANDAT SUR LA POSTE

HYGIÈNE. — GYMNASTIQUE

LA GYMNASTIQUE DES DEMOISELLES

Par T. ANGERSTEIN et G. ECKLER Professeur de gymnastique

1 vol. in-16, avec 50 figures .... 2 fr.

LA GYMNASTIQUE A LA MAISON

A LA CHAMBRE ET AU JARDIN

Par T. ANGERSTEIN et G. ECKLER, professeur de gymnastique

1 vol. in-16, avec 50 figures .... 2 fr.

LES EXERCICES DU CORPS

LE DÉVELOPPEMENT DE LA FORCE ET DE L'ADRESSE

Par E. COUVREUR

Chef de travaux de physiologie à la Faculté de Lyon

1 vol. in-16, 351 p., avec 78 fig. (*Bibliothèque scientifique contemporaine*). 3 fr. 50

La gymnastique et les exercices physiques, par les Drs Léblond et Bouvier. 1 vol. in-16, avec 80 fig., cart.. 4 fr.

Gymnastique scolaire en Hollande, en Allemagne et dans les pays du Nord, par Braun, Brouwers et Docx. 1 vol. in-8 de 168 p........................ 3 fr. 50

De l'équitation, par le Dr Chassaigne. In-8, 117 p..................... 2 fr. 50

Etude médicale sur l'équitation, par Riber. In-8, 36 p............. 1 fr. 50

Précis d'hygiène, par le Dr Bedoin. Introduction par le professeur P. Brouardel. 1891, 1 vol. in-18 de 321 p., avec 70 figures, cart.................... 5 fr.

Ouvrage répondant aux programmes de la classe de philosophie (enseignement classique), de la classe de première (enseignement moderne), des écoles normales primaires et des écoles primaires supérieures.

LE SURMENAGE INTELLECTUEL ET LES EXERCICES DU CORPS

Par le Dr A. RIANT

Professeur d'hygiène à l'École normale de la Seine et au lycée Charlemagne

1 vol. in-16 de 312 pages (*Bibliothèque scientifique contemporaine*) ..... 3 fr. 50

Hygiène du cabinet de travail, par le Dr A. Riant. 1 vol. in-18 jésus. 2 fr. 50

Hygiène des orateurs, avocats, prédicateurs, professeurs, artistes, par le Dr Riant. 1 vol. in-16 (*Bibliothèque scientifique contemporaine*)...... 3 fr. 50

Hygiène de la vue, par les Drs Galezowski et Kopff. 1 vol. in-16 avec fig. 3 fr. 50

L'HYGIÈNE A L'ÉCOLE

PÉDAGOGIE PRATIQUE

Par le docteur A. COLLINEAU

Professeur aux Cours normaux de la Société pour l'Instruction élémentaire

1 vol. in-16 de 314 p., avec 50 fig. (*Bibliothèque scientifique contemporaine*). 3 fr. 50

L'école : la maison, le mobilier scolaire, le matériel d'enseignement, les repas à l'école. — La lecture et l'écriture. — La myopie scolaire et l'astigmatisme. — Le surmenage cérébral. — La discipline scolaire. — La gymnastique à l'école. — Les colonies de vacances. — Les terreurs nocturnes dans le jeune âge. — L'astuce chez l'enfant. — La suggestion en pédagogie.

Dictionnaire de médecine, de chirurgie, de pharmacie, de l'art vétérinaire et des sciences qui s'y rapportent, par Littré (de l'Institut). *Dix-septième édition*, mise au courant des progrès des sciences médicales et biologiques et de la pratique journalière. 1 vol. gr. in-8 de 1,900 pages à 2 colonnes, illustré de 600 fig. 20 fr.

— Relié en demi-chagrin.. 24 fr.

Atlas populaire de médecine. 1 vol. gr. in-8, 48 pl., avec 196 fig., cart. 5 fr.

Nouveau dictionnaire de la santé, comprenant la médecine usuelle, l'hygiène journalière, la pharmacie domestique et les applications des nouvelles conquêtes de la science à l'art de guérir, par le Dr Paul Bonami, médecin de l'hospice de la Bienfaisance. 1 vol. gr. in-8, de 950 p., à 2 colonnes, avec 704 fig.......... 16 fr.

— Le même, relié en toile.. 18 fr.

Hygiène des familles, par le Dr Coriveaud. 1890, 1 vol. in-16 de 320 p. 3 fr. 50

ENVOI FRANCO CONTRE UN MANDAT SUR LA POSTE

Tours. — Imprimerie Deslis Frères

GUÉRIN (Alph.). **Les pansements modernes**, le pansement ouaté et son application à la thérapeutique chirurgicale. 1 vol. in-18 jésus, 392 p., avec fig.......... 3 fr. 50
GUYON (Félix). **Éléments de chirurgie clinique**, par le Dr Félix GUYON, professeur à la Faculté de médecine. 1 vol. in-8, avec 163 fig.......... 12 fr.
— **Leçons cliniques sur les maladies des voies urinaires.** 2e *édition*, 1 vol. gr. in-8 de 100 p., avec 46 fig.......... 16 fr.
— **Leçons cliniques sur les affections chirurgicales de la vessie et de la prostate.** 1 vol. gr. in-8 de 1,100 pages.......... 16 fr.
HAMILTON et POINSOT (G.). **Traité pratique des fractures et des luxations.** 1 vol. gr. in-8 de 1,292 p. avec 514 fig.......... 24 fr.
HARRIS, AUSTEN et ANDRIEU. **Traité théorique et pratique de l'art du dentiste.** 2e *édition*, 1 vol. in-8 de 1,100 pages, avec 572 fig., cart.......... 20 fr.
JULLIEN (Louis). **Traité pratique des maladies vénériennes.** 2e *édition*, 1 vol. in-8, 1,120 p., avec 127 fig.......... 20 fr.
LEBEC. **Précis de médecine opératoire.** Aide-mémoire de l'élève et du praticien. 1 vol. in-18 jésus, 600 p., avec 400 figures.......... 6 fr.
LEGOUEST. **Traité de chirurgie d'armée.** 2e *édition*, 1 vol. in-8, 800 p., 149 fig. 14 fr.
MASSELON. **Précis d'ophtalmologie chirurgicale**, par le Dr MASSELON, chef de clinique de M. de Wecker. 1 vol. in-18 jésus, avec 118 fig.......... 6 fr.
MAURIAC. **Leçons sur les maladies vénériennes**, professées à l'Hôpital du Midi, par Ch. MAURIAC, médecin de l'hôpital du Midi. 2 vol. in-8.......... 38 fr.
SAINT-GERMAIN (L.-A. de). **Chirurgie orthopédique.** Thérapeutique des difformités congénitales ou acquises. 1 vol. gr. in-8 de 651 p., avec 129 fig.......... 6 fr.
THOMPSON (H.). **Traité pratique des maladies des voies urinaires.** 2e *édition*, 1 vol. in-8 de 1,000 p., avec 200 fig., cart.......... 20 fr.
— **Leçons cliniques sur les maladies des voies urinaires.** 1 vol. in-8 de 876 p., avec 9 pl.......... 12 fr.
TRÉLAT (U.). **Clinique chirurgicale**, par U. TRÉLAT, professeur de clinique chirurgicale à la Faculté de médecine de Paris, chirurgien de l'hôpital de la Charité. Leçons publiées par les soins de PIERRE DELBET. Préface de M. PAUL SEGOND. 2 vol. gr. in-8 de 800 p., avec fig.......... 30 fr.
VIDAL (de Cassis). **Traité de pathologie externe et de médecine opératoire.** 5e *édition*, par S. FANO. 5 vol. in-8, avec 761 fig.......... 40 fr.

ACCOUCHEMENTS, CLINIQUE OBSTÉTRICALE, MALADIES DES FEMMES ET DES ENFANTS

BOUCHUT. **Traité pratique des maladies des nouveau-nés, des enfants** à la mamelle et de la seconde enfance, par E. BOUCHUT, médecin de l'Hôpital des Enfants-Malades. 8e *édition*. 1 vol. in-8, xvi-1,128 p., avec 170 fig.......... 18 fr.
— **Hygiène de la première enfance.** 8e *édition*, 1 vol. in-18 jésus de viii-523 p., avec 49 figures.......... 3 fr. 50
— **Clinique de l'Hôpital des Enfants-Malades.** 1 vol. in-8 de 700 p. 10 fr.
CHAILLY. **Traité pratique de l'art des accouchements.** 6e *édition*, 1 vol. in-8 de xx-1,036 pages, avec 202 figures et 1 pl.......... 10 fr.
CHARPENTIER. **Traité pratique des accouchements**, par le Dr A. CHARPENTIER, professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris. 2e *édition*, 2 vol. gr. in-8, ensemble 1,600 p., avec 752 fig. et 1 planche chromolithographiée.......... 30 fr.
CHURCHILL et LEBLOND. **Traité pratique des maladies des femmes**, 3e *édition*. 1 vol. gr. in-8, xvi-1,252 pages, avec 365 figures.......... 18 fr.
DESPINE et PICOT. **Manuel pratique des maladies de l'enfance.** 4e *édition*, 1 vol. in-18 jésus, viii-596 pages.......... 7 fr.
DONNÉ. **Conseils sur la manière d'élever les enfants nouveau-nés.** 7e *édition*. 1 vol. in-18, cartonné (*Bibl. des connaissances utiles*).......... 4 fr.
EMMET. **La pratique des maladies des femmes**, par Th. A. EMMET, chirurgien de l'hôpital de New-York. 1 vol. gr. in-8 de 860 pages, avec 220 fig.......... 15 fr.
EUSTACHE. **Manuel pratique des maladies des femmes**, médecine et chirurgie, par G. EUSTACHE, prof. à la Faculté de Lille. 1 vol. in-18 jésus, 750 pages... 8 fr.
GALLARD. **Leçons cliniques sur les maladies des femmes. — I. La menstruation** et ses troubles. 1 vol. in-8, 325 pages, avec 37 fig.......... 6 fr.
— **Leçons cliniques sur les maladies des femmes. — II. Maladies des ovaires.** 1 vol. in-8 de 463 pages, avec 47 figures.......... 8 fr.
GALLOIS (E.). **Manuel de la sage-femme** et de l'élève sage-femme. 1 vol. in-18, 610 pages, avec figures.......... 6 fr.
JOUSSET (M.). **Les maladies de l'enfance**, description et traitement. 1 vol. in-16, 450 pages.......... 3 fr. 50
HOLMES. **Thérapeutique des maladies chirurgicales des enfants**, par T. HOLMES, chirurgien de l'hôpital des Enfants. 1 vol. in-8, 917 p., avec 330 fig. 15 fr.
NÆGELE et GRENSER. **Traité pratique de l'art des accouchements**, 2e *édition*, 1 vol. gr. in-8 de xxxii-816 p., avec 1 pl. et 229 figures.......... 12 fr.
OLIVIER (Ad.). **Hygiène de la grossesse**, par le Dr Ad. OLIVIER, ancien interne de l'hôpital de la Maternité de Paris. 1 vol. in-18 jésus, de 300 p, avec fig...... 3 fr. 50

Tours. — Imprimerie DESLIS FRÈRES.

